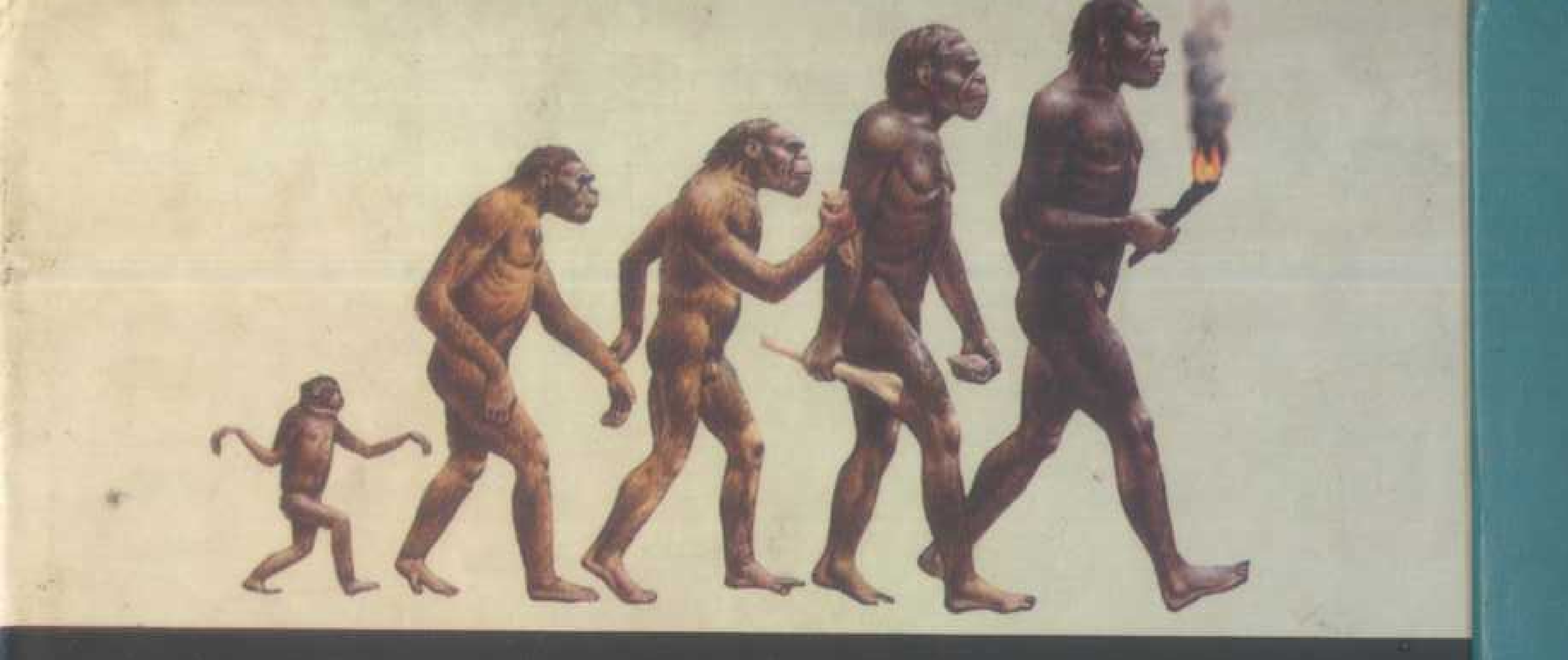


Entre todos los temas que trata la paleontografía, el origen de la especie humana ha sido, sin duda, el más candente en los últimos tiempos. En esta tercera edición de su famosa obra, Lewin expone los nuevos datos arqueológicos y revisa los debates acerca de la teoría del ADN mitocondrial y del modelo de evolución multirregional. Incluye además un nuevo capítulo referido a la datación de los fósiles y analiza el trasfondo histórico de estos trabajos.

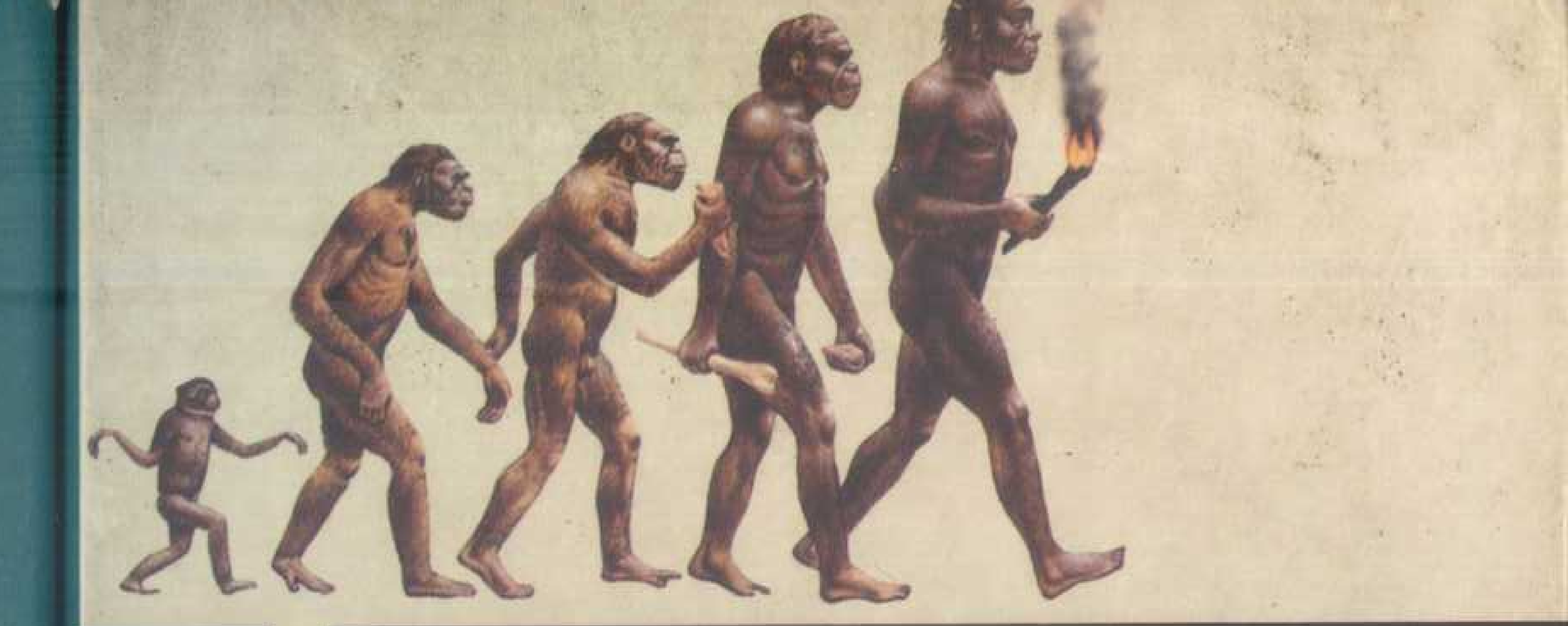
El autor presenta la introducción a la evolución humana desde la perspectiva de la ecología del comportamiento de un mamífero de gran tamaño y capacidad craneana. A este respecto, determinar las interacciones complejas existentes, por ejemplo entre la capacidad craneana y el tamaño del cuerpo, la longevidad y el tamaño de las familias, la duración de la gestación y la maduración, ha constituido uno de los campos de estudio más excitantes de la biología. Muchos de estos principios pueden aplicarse a especies ya extintas, incluidos los primeros homínidos, ofreciendo una perspectiva más amplia acerca de los orígenes de la humanidad.

Evolución humana

R. Lewin

23

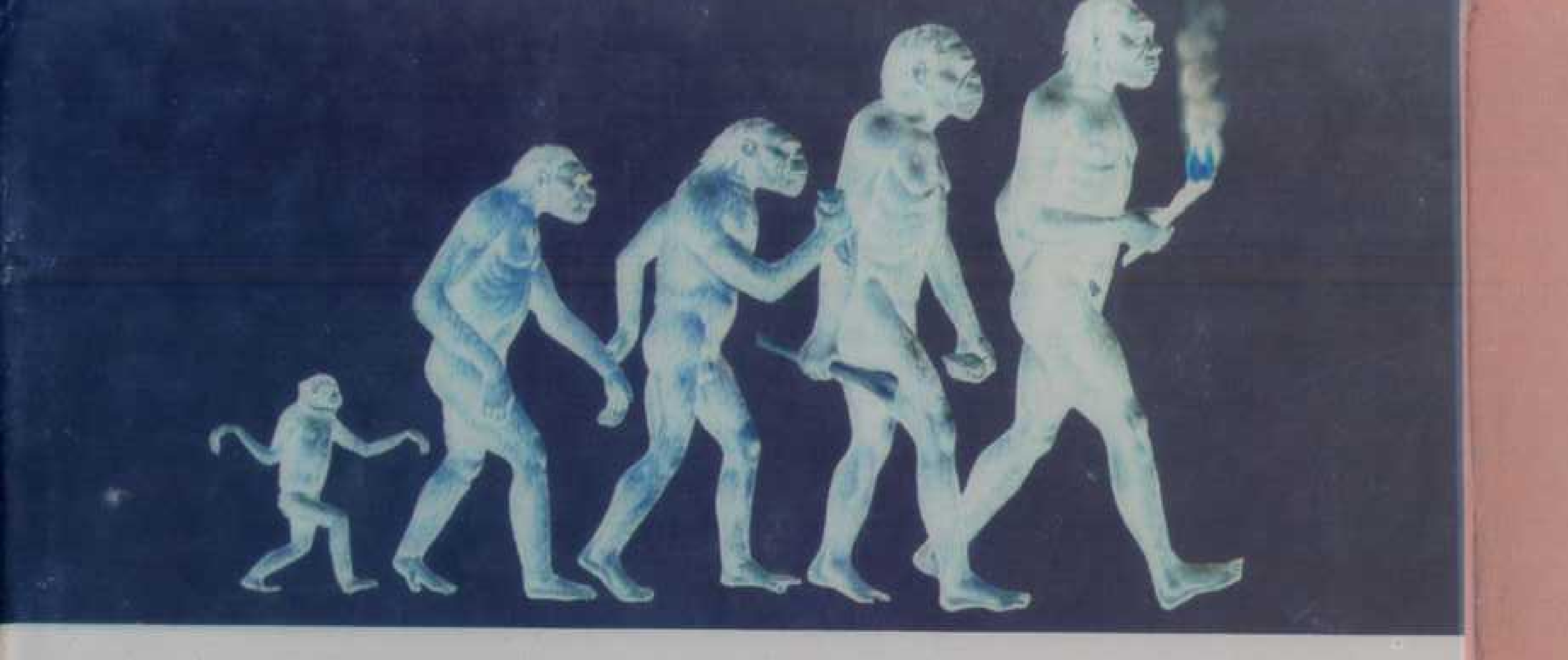




Evolución humana

Roger Lewin

Biblioteca Científica Salvat



Entre todos los temas que trata la paleontografía, el origen de la especie humana ha sido, sin duda, el más candente en los últimos tiempos. En esta tercera edición de su famosa obra, Lewin expone los nuevos datos arqueológicos y revisa los debates acerca de la teoría del ADN mitocondrial y del modelo de evolución multirregional. Incluye además un nuevo capítulo referido a la datación de los fósiles y analiza el trasfondo histórico de estos trabajos.

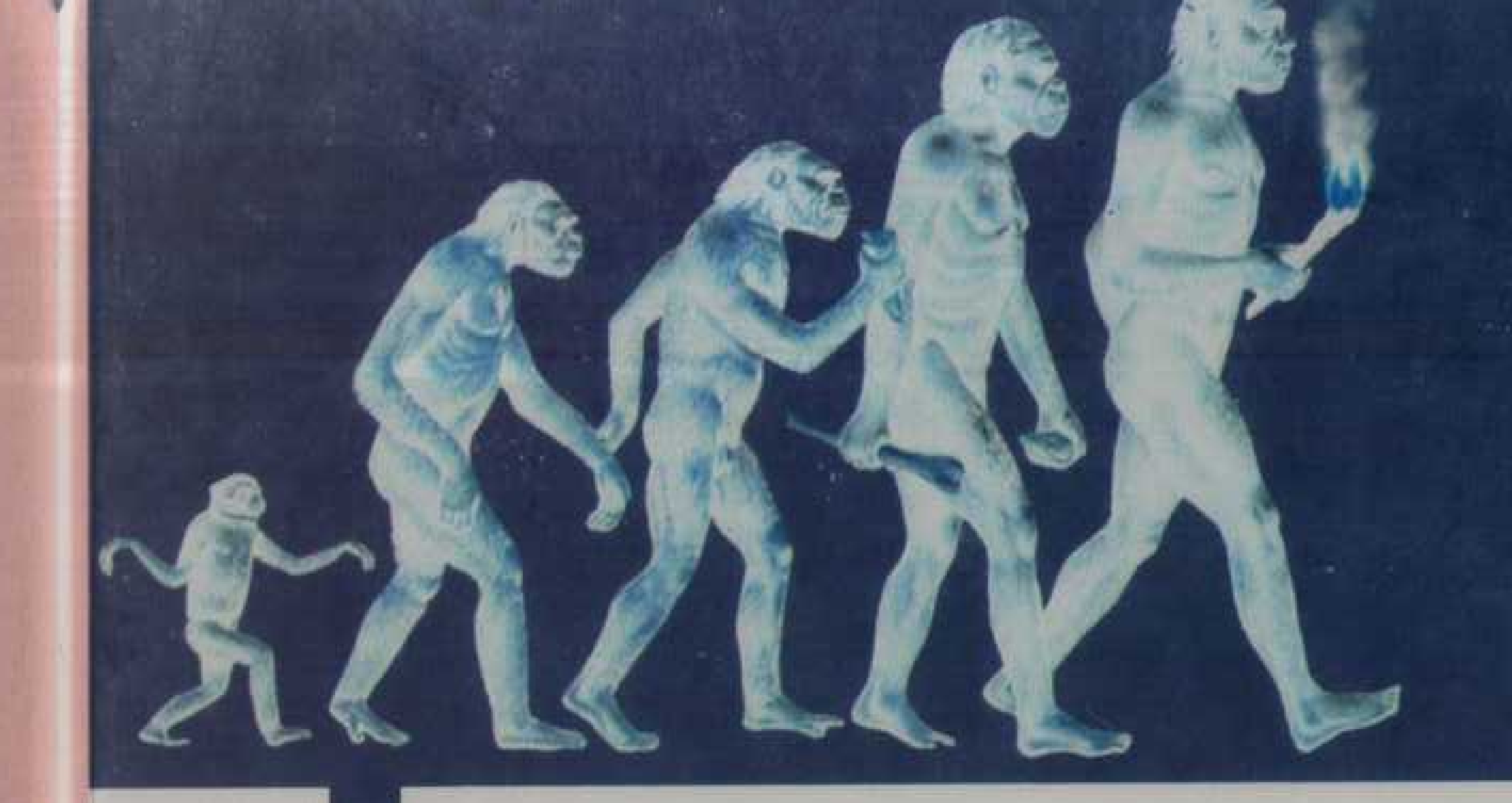
El autor presenta la introducción a la evolución humana desde la perspectiva de la ecología del comportamiento de un mamífero de gran tamaño y capacidad craneana. A este respecto, determinar las interacciones complejas existentes, por ejemplo entre la capacidad craneana y el tamaño del cuerpo, la longevidad y el tamaño de las familias, la duración de la gestación y la maduración, ha constituido uno de los campos de estudio más excitantes de la biología. Muchos de estos principios pueden aplicarse a especies ya extintas, incluidos los primeros homínidos, ofreciendo una perspectiva más amplia acerca de los orígenes de la humanidad.

Evolución humana

R. Lewin

23

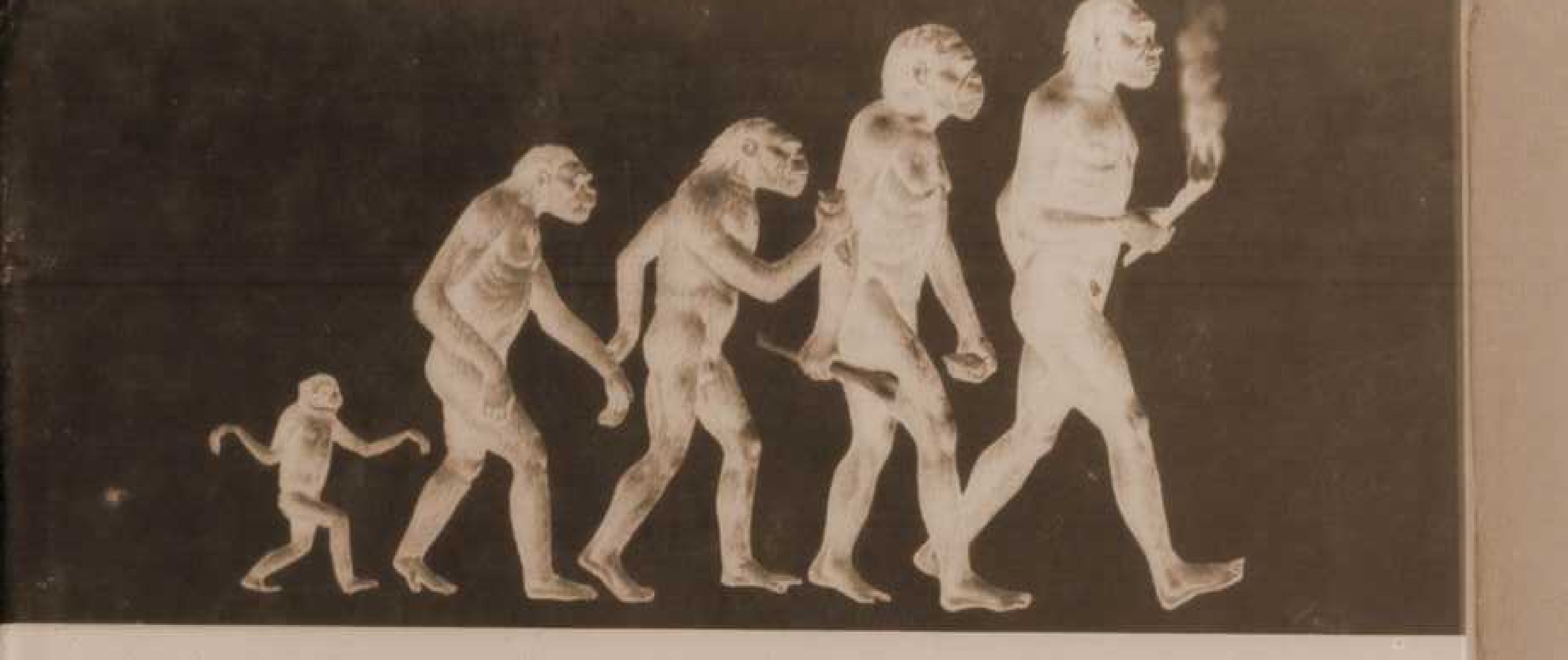




Evolución humana

Roger Lewin

Biblioteca Científica Salvat



Entre todos los temas que trata la paleontografía, el origen de la especie humana ha sido, sin duda, el más candente en los últimos tiempos. En esta tercera edición de su famosa obra, Lewin expone los nuevos datos arqueológicos y revisa los debates acerca de la teoría del ADN mitocondrial y del modelo de evolución multirregional. Incluye además un nuevo capítulo referido a la datación de los fósiles y analiza el trasfondo histórico de estos trabajos.

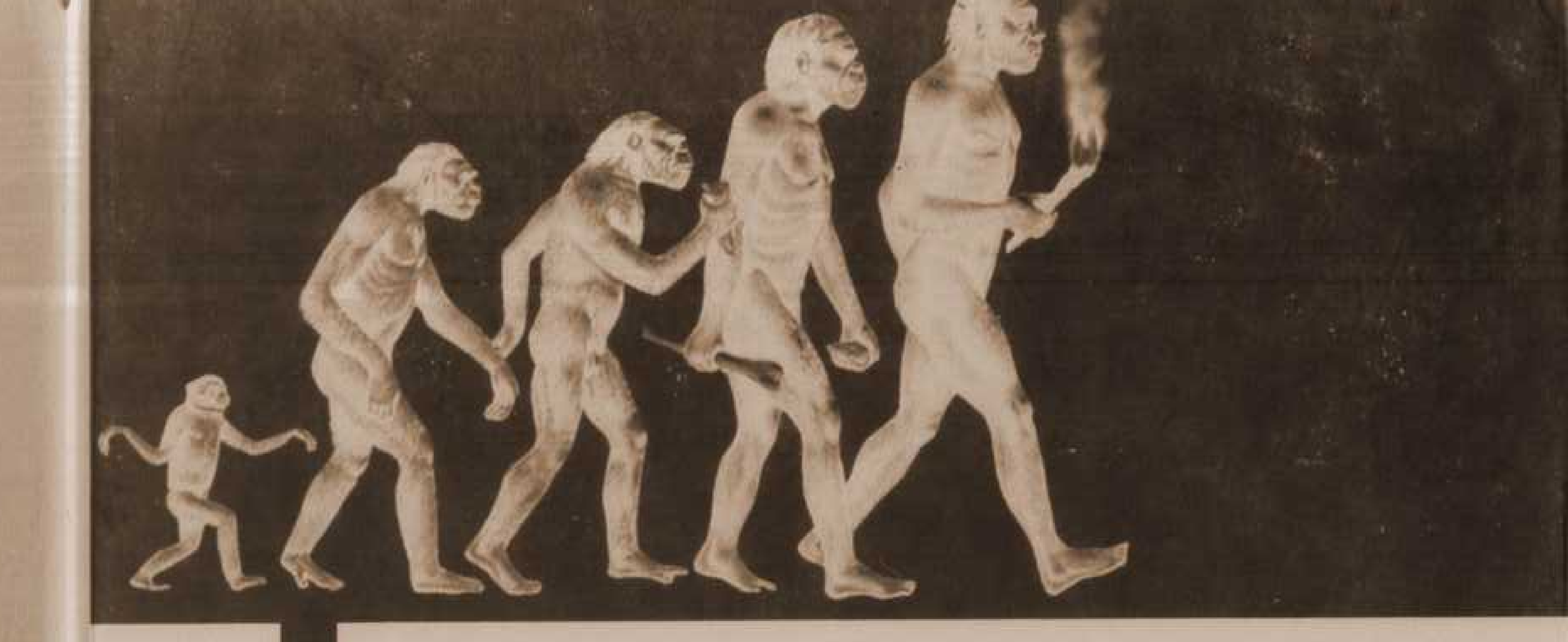
El autor presenta la introducción a la evolución humana desde la perspectiva de la ecología del comportamiento de un mamífero de gran tamaño y capacidad craneana. A este respecto, determinar las interacciones complejas existentes, por ejemplo entre la capacidad craneana y el tamaño del cuerpo, la longevidad y el tamaño de las familias, la duración de la gestación y la maduración, ha constituido uno de los campos de estudio más excitantes de la biología. Muchos de estos principios pueden aplicarse a especies ya extintas, incluidos los primeros homínidos, ofreciendo una perspectiva más amplia acerca de los orígenes de la humanidad.

Evolución humana

R. Lewin

23

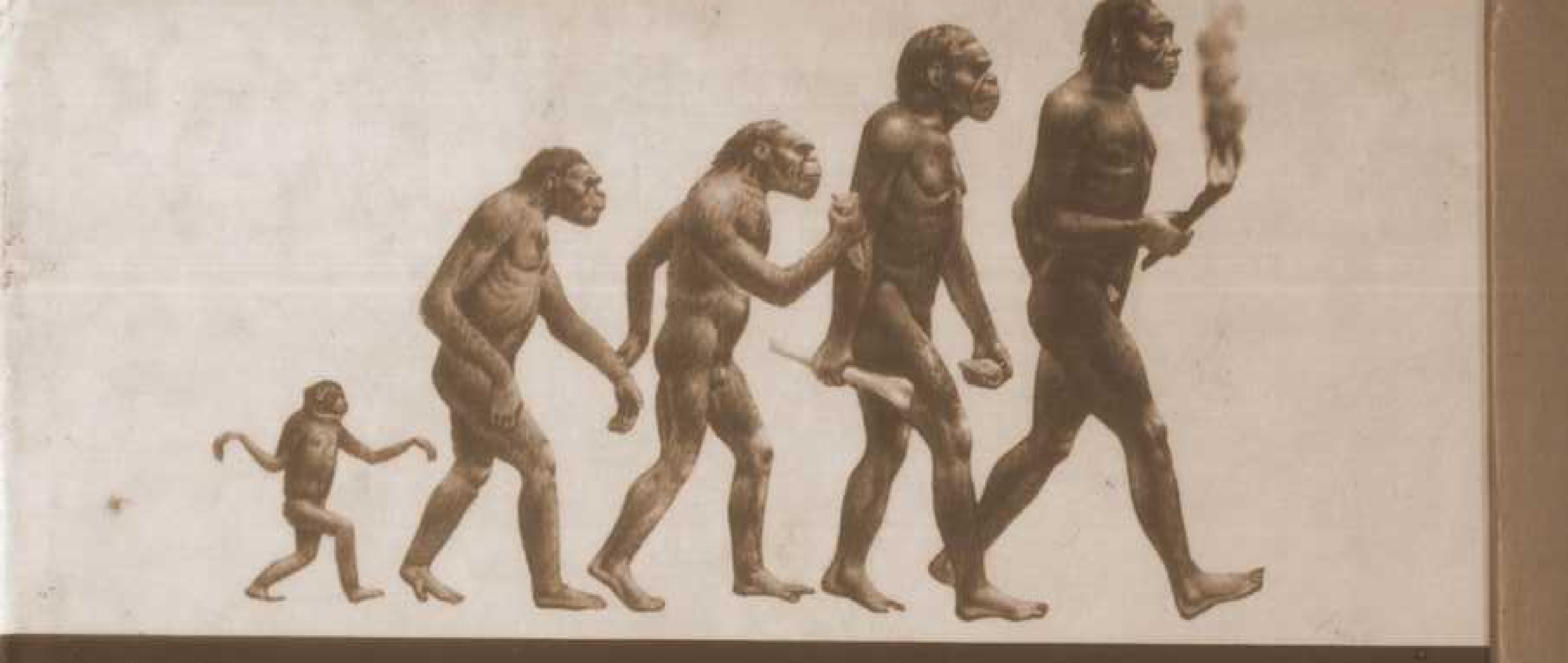




Evolución humana

Roger Lewin

Biblioteca Científica Salvat



Entre todos los temas que trata la paleontografía, el origen de la especie humana ha sido, sin duda, el más candente en los últimos tiempos. En esta tercera edición de su famosa obra, Lewin expone los nuevos datos arqueológicos y revisa los debates acerca de la teoría del ADN mitocondrial y del modelo de evolución multirregional. Incluye además un nuevo capítulo referido a la datación de los fósiles y analiza el trasfondo histórico de estos trabajos.

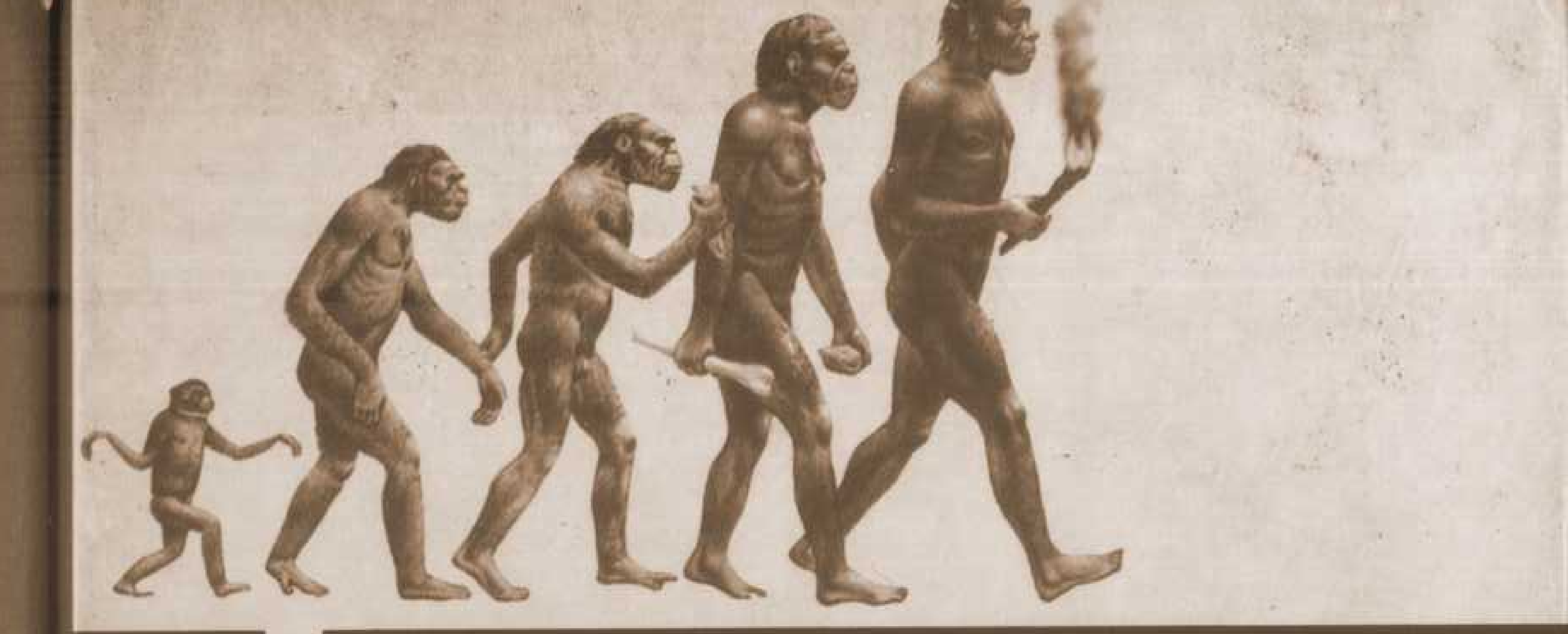
El autor presenta la introducción a la evolución humana desde la perspectiva de la ecología del comportamiento de un mamífero de gran tamaño y capacidad craneana. A este respecto, determinar las interacciones complejas existentes, por ejemplo entre la capacidad craneana y el tamaño del cuerpo, la longevidad y el tamaño de las familias, la duración de la gestación y la maduración, ha constituido uno de los campos de estudio más excitantes de la biología. Muchos de estos principios pueden aplicarse a especies ya extintas, incluidos los primeros homínidos, ofreciendo una perspectiva más amplia acerca de los orígenes de la humanidad.

Evolución humana

R. Lewin

23

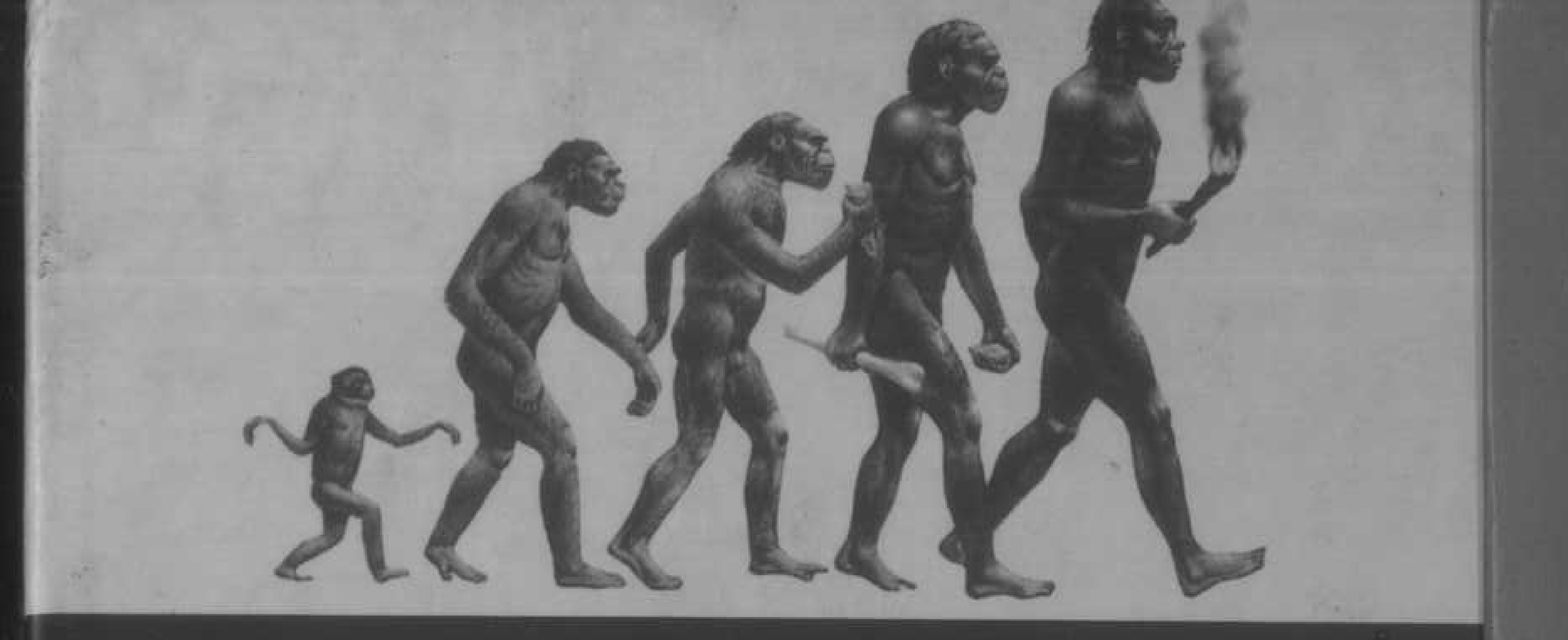




Evolución humana

Roger Lewin

Biblioteca Científica Salvat



Entre todos los temas que trata la paleontografía, el origen de la especie humana ha sido, sin duda, el más candente en los últimos tiempos. En esta tercera edición de su famosa obra, Lewin expone los nuevos datos arqueológicos y revisa los debates acerca de la teoría del ADN mitocondrial y del modelo de evolución multirregional. Incluye además un nuevo capítulo referido a la datación de los fósiles y analiza el trasfondo histórico de estos trabajos.

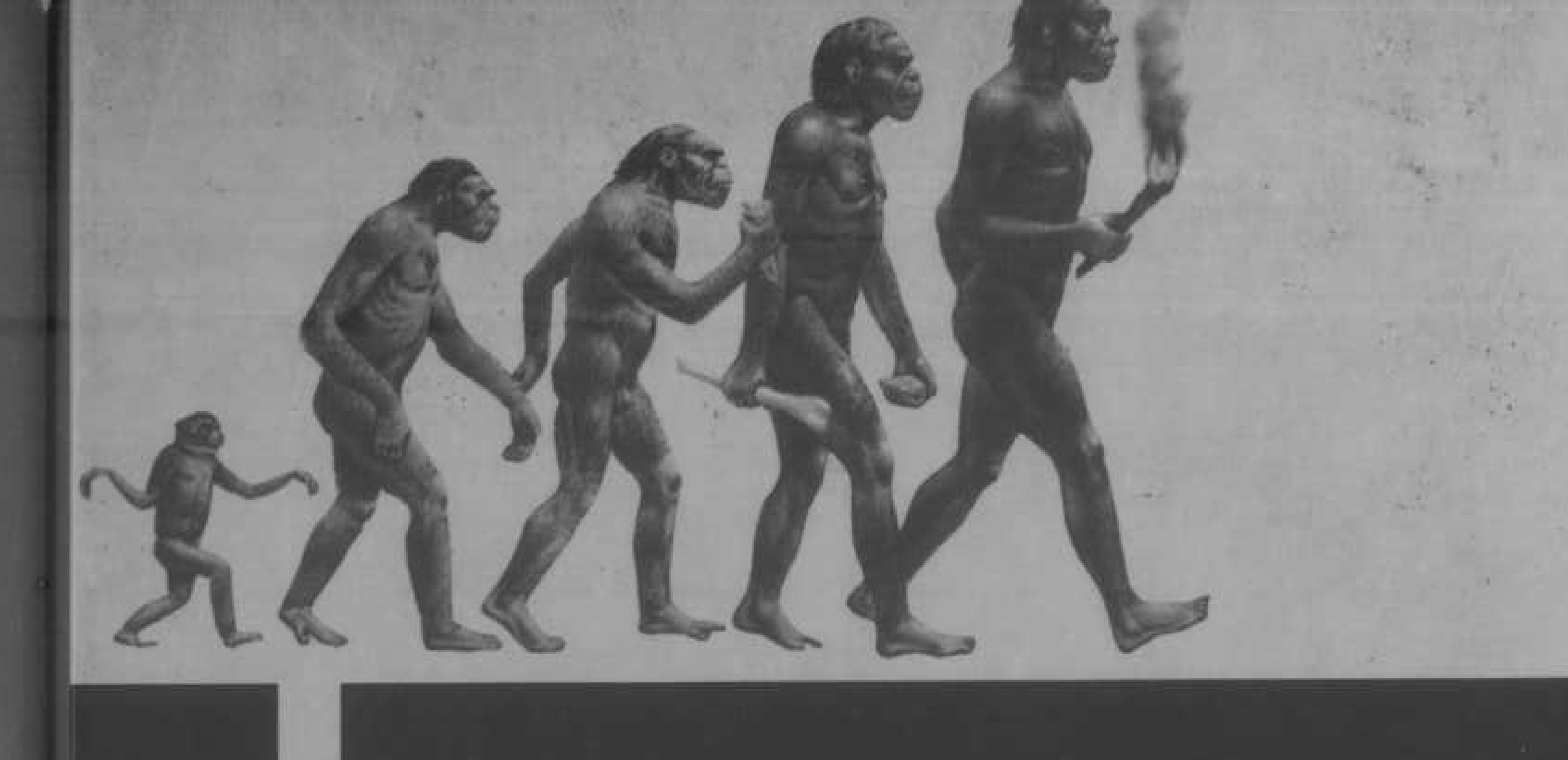
El autor presenta la introducción a la evolución humana desde la perspectiva de la ecología del comportamiento de un mamífero de gran tamaño y capacidad craneana. A este respecto, determinar las interacciones complejas existentes, por ejemplo entre la capacidad craneana y el tamaño del cuerpo, la longevidad y el tamaño de las familias, la duración de la gestación y la maduración, ha constituido uno de los campos de estudio más excitantes de la biología. Muchos de estos principios pueden aplicarse a especies ya extintas, incluidos los primeros homínidos, ofreciendo una perspectiva más amplia acerca de los orígenes de la humanidad.

Evolución humana

R. Lewin

23

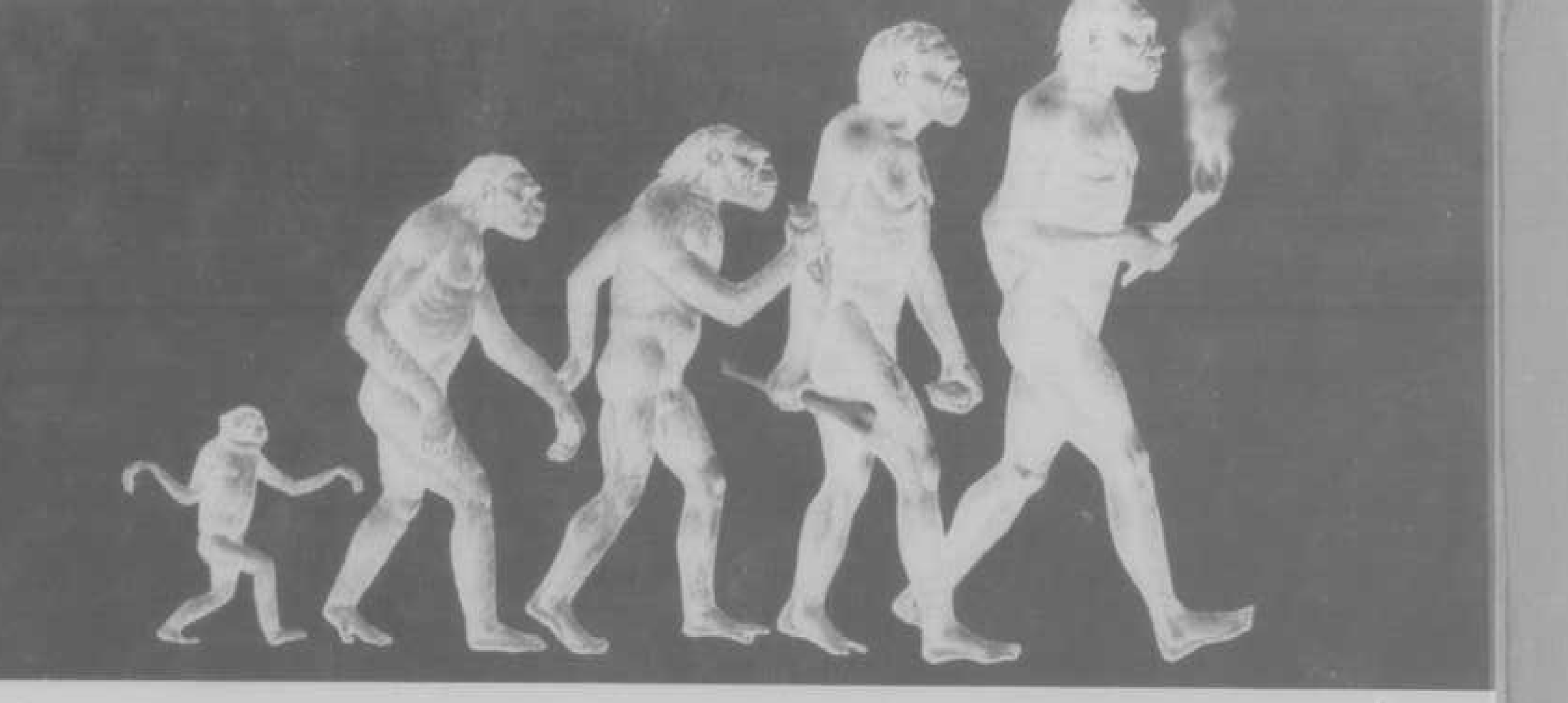




Evolución humana

Roger Lewin

Biblioteca Científica Salvat



Entre todos los temas que trata la paleontografía, el origen de la especie humana ha sido, sin duda, el más candente en los últimos tiempos. En esta tercera edición de su famosa obra, Lewin expone los nuevos datos arqueológicos y revisa los debates acerca de la teoría del ADN mitocondrial y del modelo de evolución multirregional. Incluye además un nuevo capítulo referido a la datación de los fósiles y analiza el trasfondo histórico de estos trabajos.

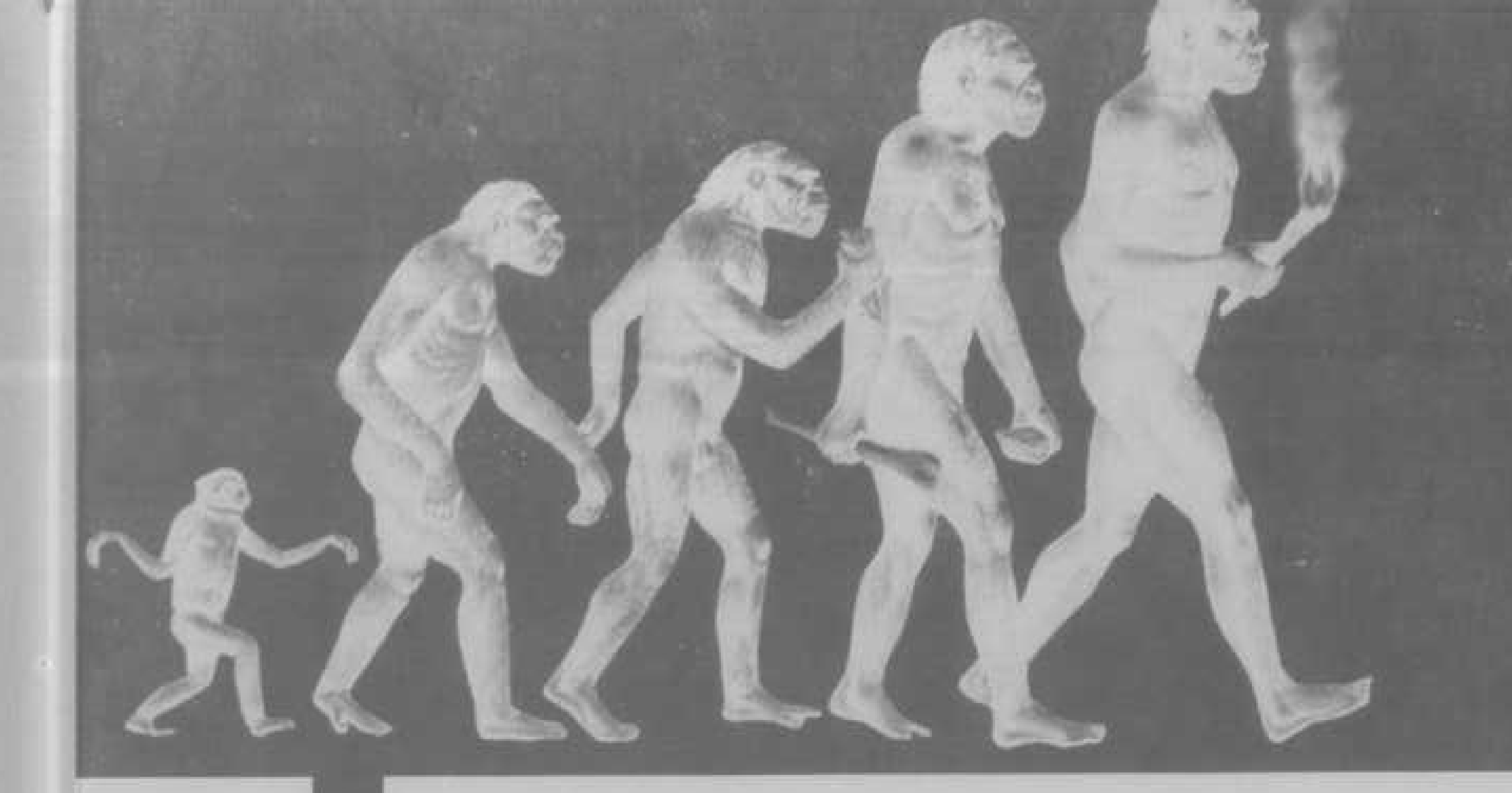
El autor presenta la introducción a la evolución humana desde la perspectiva de la ecología del comportamiento de un mamífero de gran tamaño y capacidad craneana. A este respecto, determinar las interacciones complejas existentes, por ejemplo entre la capacidad craneana y el tamaño del cuerpo, la longevidad y el tamaño de las familias, la duración de la gestación y la maduración, ha constituido uno de los campos de estudio más excitantes de la biología. Muchos de estos principios pueden aplicarse a especies ya extintas, incluidos los primeros homínidos, ofreciendo una perspectiva más amplia acerca de los orígenes de la humanidad.

Evolución humana

R. Lewin

23

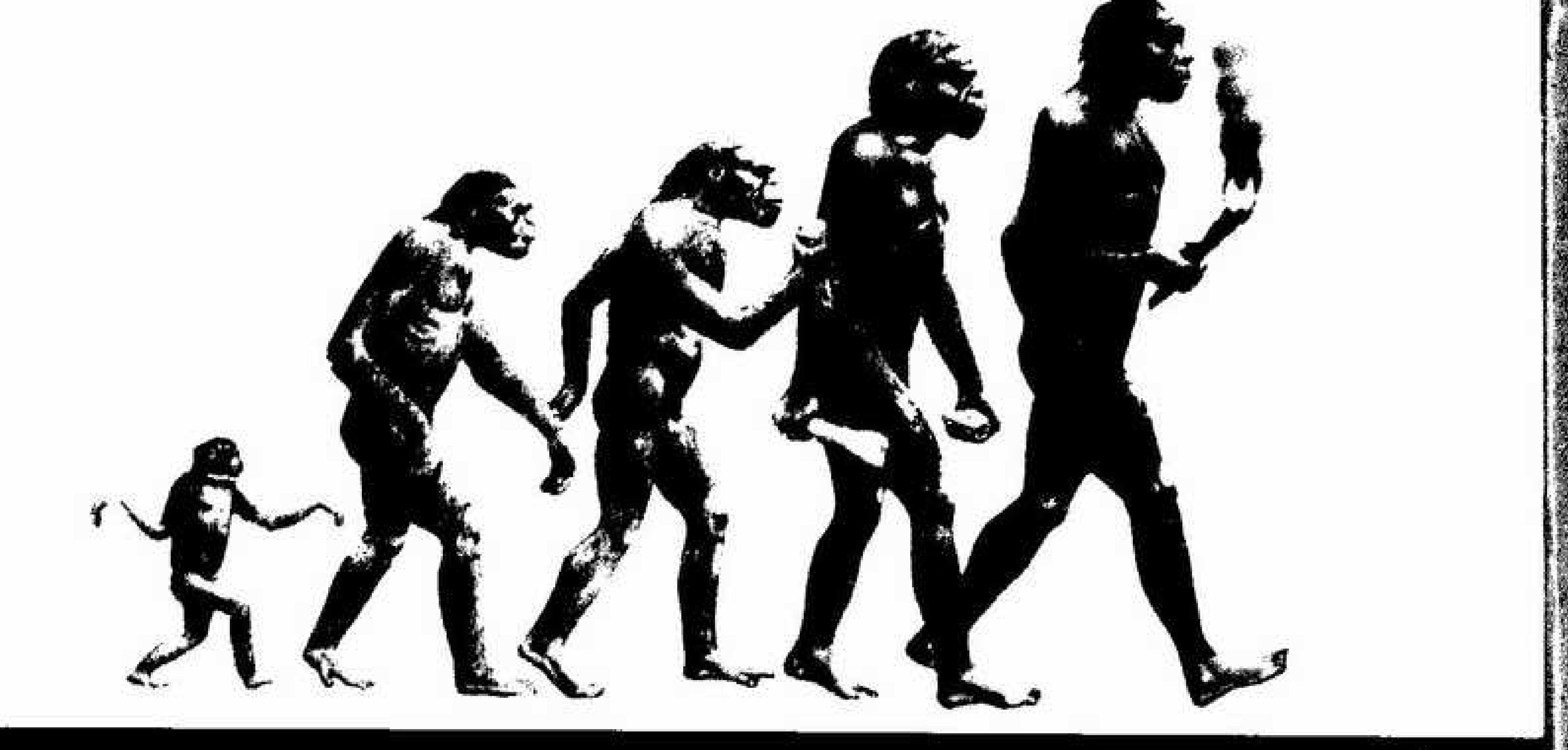




Evolución humana

Roger Lewin

Biblioteca Científica Salvat

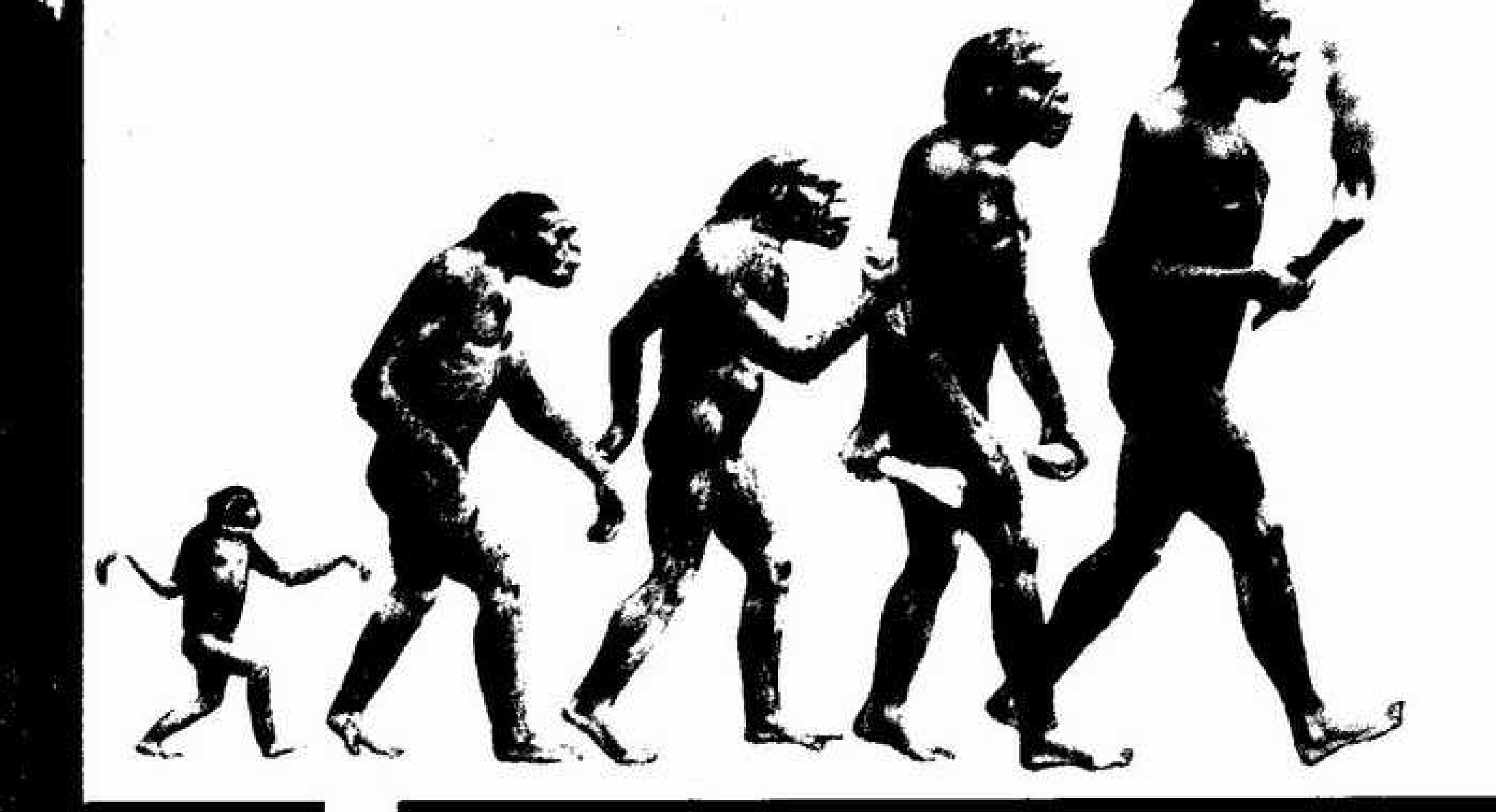


Entre todos los temas que trata la paleontografía, el origen de la especie humana ha sido, sin duda, el más candente en los últimos tiempos. En esta tercera edición de su famosa obra, Lewin expone los nuevos datos arqueológicos y revisa los debates acerca de la teoría del ADN mitocondrial y del modelo de evolución multirregional. Incluye además un nuevo capítulo referido a la datación de los fósiles y analiza el trasfondo histórico de estos trabajos.

El autor presenta la introducción a la evolución humana desde la perspectiva de la ecología del comportamiento de un mamífero de gran tamaño y capacidad craneana. A este respecto, determinar las interacciones complejas existentes, por ejemplo entre la capacidad craneana y el tamaño del cuerpo, la longevidad y el tamaño de las familias, la duración de la gestación y la maduración, ha constituido uno de los campos de estudio más excitantes de la biología. Muchos de estos principios pueden aplicarse a especies ya extintas, incluidos los primeros homínidos, ofreciendo una perspectiva más amplia acerca de los orígenes de la humanidad.

Evolución humana





Evolución humana

Roger Lewin

Biblioteca Científica Salvat



Evolución humana

Biblioteca
Científica
Salvat



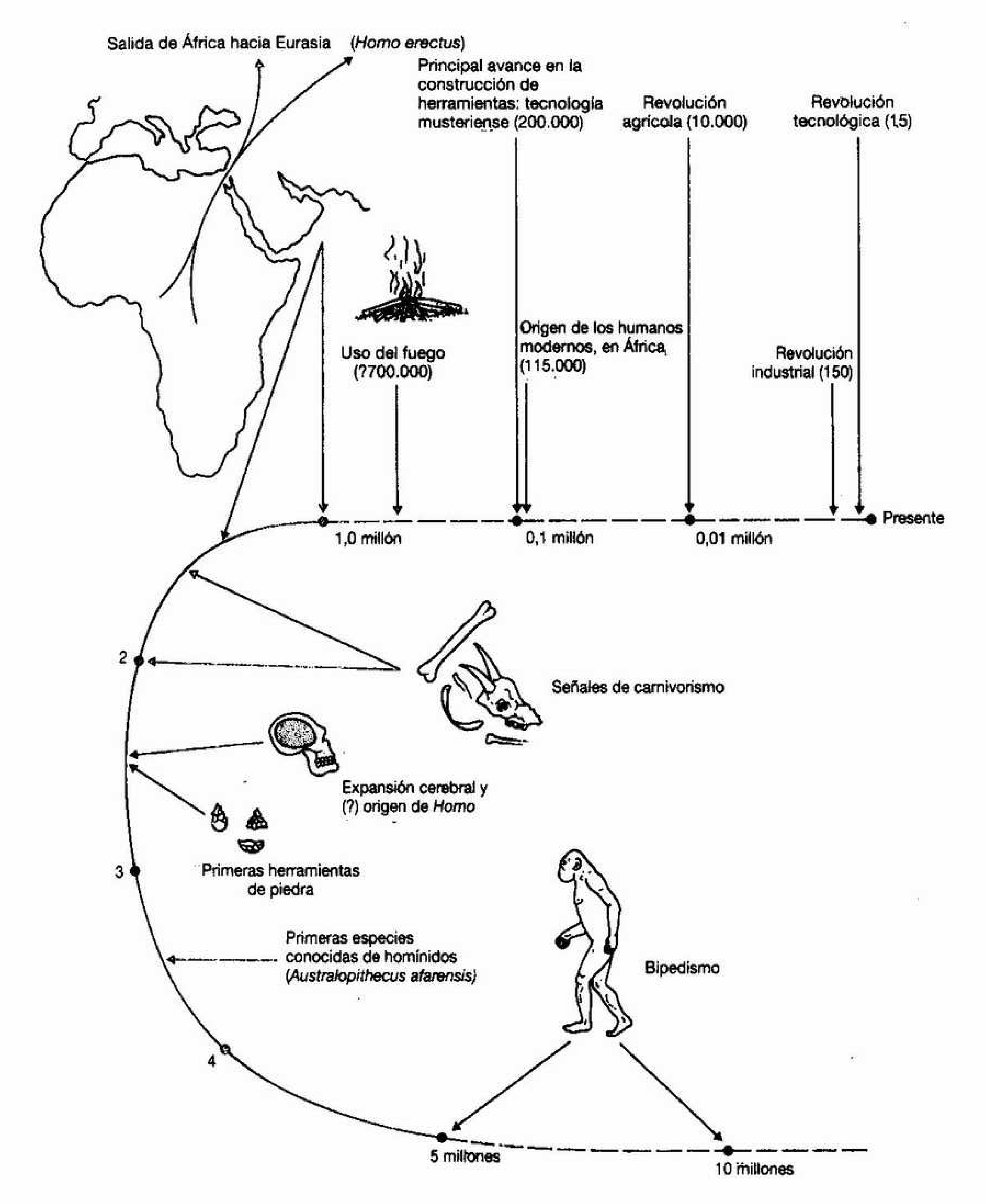
Evolución humana

Roger Lewin

SALVAT

Versión española de la nueva edición inglesa de la obra *Human Evolution*, publicada por Blackwell Scientific Publications de Oxford.

Traducción: Josep Cuello
Diseño de cubierta: Ferran Cartes / Montse Plass



ISBN: 84-345-8880-3 (Obra completa)
ISBN: 84-345-8903-6 (Volumen 23)
Depósito Legal: B-33640-1993
Publicada por Salvat Editores, S.A., Barcelona
Impresa por Printer, i.g.s.a., Diciembre 1993
Printed in Spain

ÍNDICE

PREFACIO XI

LA EVOLUCIÓN HUMANA EN PERSPECTIVA

I. EL LUGAR DEL HOMBRE EN LA NATURALEZA 3

II. LA EVOLUCIÓN HUMANA COMO UN RELATO. 13

III. PERSPECTIVA HISTÓRICA 23

IV. LA MODERNA HISTORIA EVOLUTIVA 35

FUNDAMENTOS PARA EL ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN HUMANA

V. MÉTODOS DE DATACIÓN 49

VI. GEOLOGÍA Y CLIMA: EL TELÓN DE FONDO DE LA EVOLUCIÓN 61

VII. SISTEMÁTICA O QUIÉN ESTÁ EMPARENTADO CON QUIÉN. 73

VIII. LA CIENCIA DEL ENTERRAMIENTO 85

IX. LA HERENCIA PRIMATE. 93

X. PERSPECTIVAS MOLECULARES 105

LOS HUMANOS COMO ANIMALES

XI. CUERPOS, CEREBROS Y ENERGÍA 121

XII. CUERPOS, CONDUCTA Y ESTRUCTURA SOCIAL 131
XIII. MODELOS DE PRIMATES 145

EL COMIENZO DE LOS HOMÍNIDOS

XIV. LOS PRECURSORES DE LOS HOMÍNIDOS . . . 159
XV. EL ORIGEN DEL BIPEDISMO 173
XVI. MANDÍBULAS Y DIENTES 187
XVII. LOS PRIMEROS HOMÍNIDOS 197

EL FLORECIMIENTO DE LOS HOMÍNIDOS

XVIII. LOS AUSTRALOPITECINOS 213
XIX. LOS PRIMEROS *HOMO* 225
XX. UNA REVISIÓN DE LOS HOMÍNIDOS TEMPRANOS 235
XXI. LAS PRIMERAS TECNOLOGÍAS DE CONSTRUCCIÓN DE HERRAMIENTAS 247

PRIMEROS PASOS ALLENDE ÁFRICA

XXII. *HOMO ERECTUS* 263
XXIII. ¿CAZADOR O CARROÑERO? 275
XXIV. NUEVAS TECNOLOGÍAS 287

LOS HUMANOS MODERNOS A LA VISTA

XXV. EL ORIGEN DE LOS HUMANOS MODERNOS . . 299
XXVI. EVA MITOCONDRIAL 311
XXVII. ARQUEOLOGÍA DE LOS HUMANOS MODERNOS 325
XXVIII. DESARROLLO DEL CEREBRO 341

XXIX. LOS ORÍGENES DEL LENGUAJE 355
XXX. ARTE EN LA PREHISTORIA 369

NUEVOS MUNDOS A LA VISTA

XXXI. NUEVOS MUNDOS 383
XXXII. LOS PRIMEROS ALDEANOS 397

GLOSARIO 411

PREFACIO

«No podemos esperar comprender por qué la expansión del cerebro en la familia humana se ha producido de una forma tan espectacular hasta que podamos apreciar más claramente la biología de la expansión cerebral en el orden de los Primates de una forma general. Asimismo ahora resulta evidente que cualquier intento de comprender la organización social de nuestros antepasados es fútil mientras no sepamos algo más acerca de la interacción entre la dieta y la estructura social en el conjunto de los primates.» Con estas palabras explicaba la razón fundamental de la reorganización efectuada en la segunda edición de *Human Evolution: an Illustrated Introduction* hace casi cuatro años. Aquella nueva estructura resultaba más lógica por cuanto traslucía el intento de incorporar parte del pensamiento innovador que había hecho eclosión entre los paleoantropólogos; me place decir que fue bien recibida y que sigue constituyendo la base de esta nueva edición.

He intentado presentar la evolución humana en el contexto del comportamiento ecológico de un mamífero de gran talla y gran cerebro, al tiempo que reconociendo que los humanos son especiales en numerosos sentidos. Mi intención ha sido reflejar los muy importantes avances que han tenido lugar en el estudio de otros animales y, en particular, de los primates no humanos. Avances teóricos acerca de su biología por ejemplo y en el conocimiento de las influencias ecológicas sobre su estructura social. La elucidación de las complejas interacciones entre, por ejemplo, el tamaño cerebral y el corporal, la longevidad y el tamaño de la camada, la duración del período de gestación y la madurez se cuentan entre los desarrollos más apasionantes del estudio de la biología. Y, merece ser remarcado, se ha obtenido un considerable éxito en la

aplicación de los mismos principios a especies extinguidas hace largo tiempo, incluyendo entre ellas a los primeros homínidos.

Actualmente es posible intentar, por ejemplo, establecer inferencias concluyentes acerca de en qué momento de la historia de la humanidad su pauta de desarrollo empezó a derivar desde el modelo simiesco al humano, lo que significa el comienzo del género *Homo*. Cada vez más en los últimos años la transición desde *Australopithecus* hasta *Homo* nos aparece como biológicamente significativa en numerosos aspectos interrelacionados entre sí. De los numerosos avances que la maduración de la ciencia de la paleoantropología ha generado recientemente éste debe contarse entre los de mayor significado.

Antes los antropólogos consideraban que con el origen del primer homínido se había dado ya el primer paso hacia la humanidad, por cuanto identificaban en efecto los orígenes del homínido con los orígenes de la humanidad. Empezando por Darwin tal ecuación fue lentamente abandonada, pero abandonada al fin y al cabo. Las características humanas —como por ejemplo la mayor inteligencia y un tipo de existencia inquisitivo— emergieron más tarde en la historia del hombre. Lo que no resultaba predecible es que esta emergencia tuviera lugar al tiempo que una clara distinción entre los australopitecinos y *Homo*. Y de ordinario lo no predecible siempre hace más interesante la ciencia.

En consecuencia esta nueva edición está construida sobre la misma estructura que la anterior, si bien con algunos cambios importantes. Se ha otorgado mucho mayor énfasis a la arqueología, cuyo tratamiento ha sido ampliado e integrado con la discusión de otros aspectos de la biología de los homínidos. Se ha añadido una nueva sección sobre métodos de datación. Y, como es lógico, se han incorporado los descubrimientos más significativos que han tenido lugar durante estos últimos cuatro años. He mantenido la costumbre de insertar algunos comentarios históricos (tanto de la historia antigua como reciente) cuando lo he considerado apropiado, por cuanto contribuye a desvelar el sentido acerca de la manera en que progresa la ciencia.

De todos los tópicos de la paleoantropología el origen de los modernos humanos ha sido, indudablemente, el más calurosamente debatido en los últimos años. Nuevos datos acerca de los

fósiles existentes han avivado el debate mientras que las nuevas evidencias fósiles siguen escaseando. Lo más debatido, por encima de todo, es por supuesto la Eva mitocondrial, cuya fortuna ha decaído y vuelto a florecer. Muchos son los que se aprestaron gozosos a escribir su obituario. Mark Twain nos podría haber dicho algo al respecto. Como espectador que soy en este caso, sigo pensando que el tono de este debate nos dice más acerca de las creencias de los contendientes que acerca de la propia realidad. Pero, a menudo, la naturaleza de la ciencia es precisamente así. Todo ello se refleja en esta nueva edición, que incluye una discusión completamente revisada de la Eva mitocondrial así como una nueva sección acerca de la arqueología de los humanos modernos.

De nuevo quiero expresar cuán privilegiado me siento de ser un espectador de esta excitante ciencia y el placer y la alegría que me produce el contacto con quienes la practican —demasiado numerosos para ser relacionados— quienes siempre me han ayudado y estimulado. Debo dar las gracias aquí a todos aquellos que me han apoyado mediante la revisión de partes de esta última edición o sugiriéndome formas de mejorarla. Ellos son: Dean Falk, Robert Foley, Andrew Hill, Phillip Habgood, Richard Klein, Misia Landau, Phyllis Lee, Lawrence Martin, Sally McBrearty, Henry McHenry, David Meltzer, Kathy Schick, Pat Shipman, Chris Stringer, Nick Toth, Elisabeth Vrba y Alan Walker. Sus consejos han sido siempre buenos, de manera que espero haberles hecho por lo menos un poquito de justicia. Por último, mi agradecimiento a Gail, mi esposa, por su constante apoyo.

ROGER LEWIN
Washington DC
Agosto de 1992

LA EVOLUCIÓN HUMANA EN PERSPECTIVA

I. EL LUGAR DEL HOMBRE EN LA NATURALEZA

El título de este capítulo introductorio proviene de un libro señero publicado en 1863 por el amigo de Darwin y paladín evolucionista, Thomas Henry Huxley: se llamaba *Evidences as to Man's Place in Nature*. Este libro, que apareció poco más de tres años después que el *Origin of Species*, de Darwin, se basaba en evidencias procedentes de la anatomía comparada —entre los monos y los humanos— en evidencias embriológicas y en evidencias fósiles acerca de los primitivos humanos (acerca de lo cual se conocía bien poco en aquel tiempo). La conclusión de Huxley —que los humanos presentan una estrecha relación evolutiva con los grandes monos, particularmente con los africanos— fue un elemento clave para la mayor revolución de la historia de la filosofía occidental: los humanos pasaron a ser considerados como *formando parte* de la naturaleza y ya no como *aparte de* la naturaleza.

De Huxley es también la idea de la evolución del *Homo sapiens* a partir de algún antepasado simiesco, aunque él considerara, sin embargo, que los humanos eran un tipo muy especial de animal. «Nadie está más firmemente convencido que yo de la inmensidad del abismo existente entre... el hombre y los brutos», escribió Huxley «porque solo él posee el don maravilloso del habla inteligible y racional (y) encumbrado por ello, como en la cima de una montaña desde donde divisa el nivel de sus humildes compañeros, transfigurado en su naturaleza y reflejado, aquí y allá, un rayo de la infinita fuente de veracidad».

La explicación de este lapso entre los humanos y el resto de la naturaleza animada siempre ha atraído las mentes de los intelectuales occidentales, tanto en la era preevolutiva como en la poste-

volutiva. Una de las diferencias entre ambas eras es que, después de Darwin, las explicaciones naturalistas tratan de dar cuenta no sólo de las cualidades físicas sino también de sus excepcionales cualidades intelectuales, espirituales y morales. Antes, tales cualidades eran consideradas como un don divino.

En consecuencia, dice Glynn Isaac, «el estudio de la literatura acerca de la evolución humana nos permite reconocer los problemas especiales con que se han enfrentado los científicos en relación con este asunto», aserto que formuló en 1982, año de celebración del centenario del nacimiento de Darwin. «Si no reparamos en cómo las presentan los científicos, las explicaciones acerca de los orígenes del hombre pueden ser consideradas como materiales sustitutivos del Génesis. Pero... contienen algo más que curiosidad, presentan un contenido alegórico, contienen valores, ética y actitudes. En otras palabras, además de reconstruir filogenias —o árboles genealógicos— la investigación paleoantropológica también se dirige al «lugar del hombre en la naturaleza» en un sentido más que físico. Y como hemos visto, este «lugar» ha sido largamente considerado como algo muy especial.

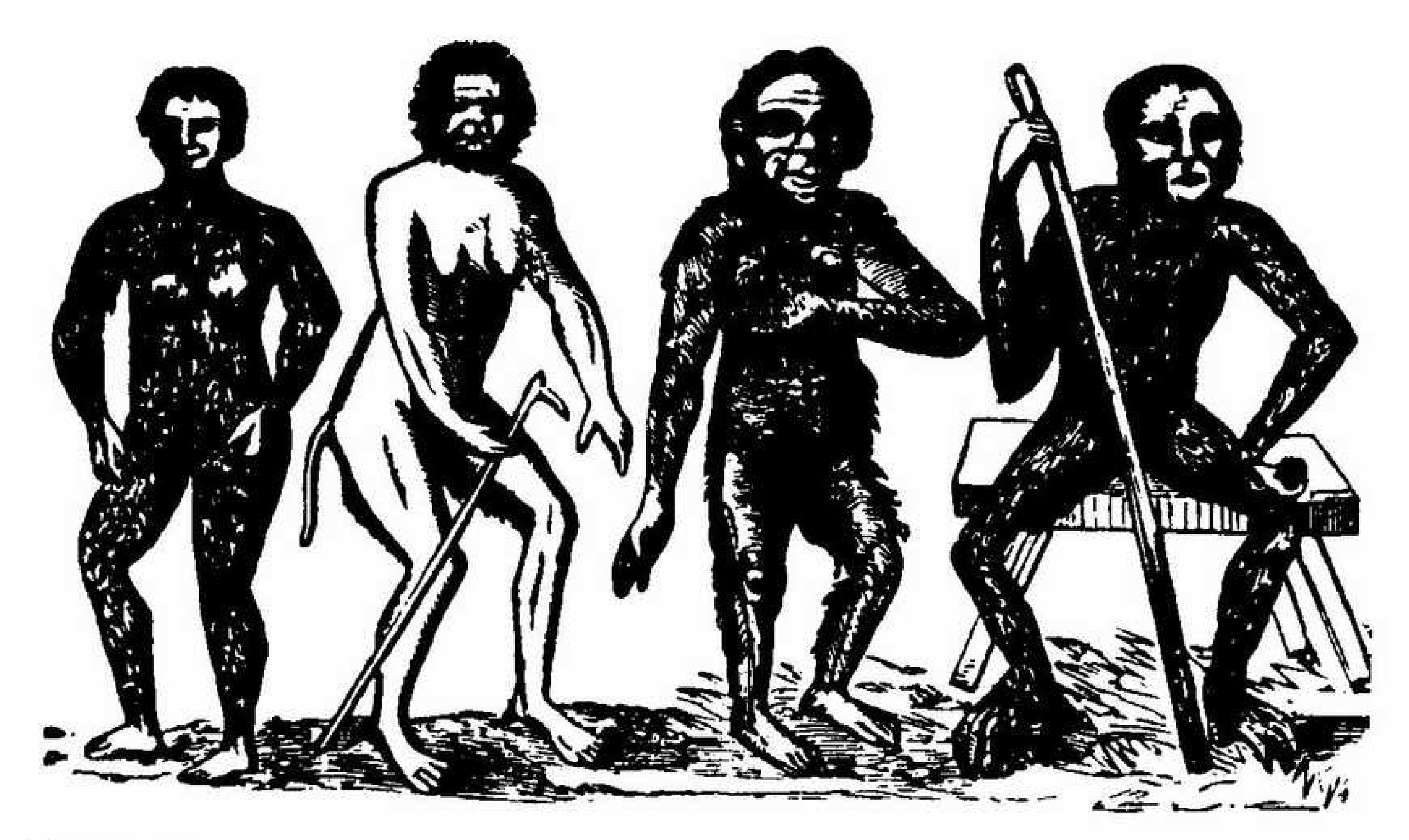
La revolución que vino a introducir la obra de Darwin fue de hecho la segunda de dos de tales revoluciones que se produjeron en la filosofía occidental; la primera tuvo lugar tres siglos antes cuando Nicholaus Copernicus sustituyó el modelo geocéntrico del universo por uno heliocéntrico. Aunque la revolución copernicana depuso al hombre de su lugar de auténtico centro de la Creación divina, confiriéndole en su lugar una plaza de ocupante de un pequeño planeta orbitando en el vasto universo, el hombre continuó, pese a todo, considerándose como el pináculo de la obra de Dios. Y desde el siglo dieciséis hasta mediados del diecinueve aquellos que estudiaron el hombre y la Naturaleza en su conjunto lo hicieron con profunda admiración por tales obras.

Esta búsqueda —conocida con el nombre de filosofía natural— mantenía la ciencia y la religión en estrecha armonía por cuanto perseguía poner de relieve el remarcable designio que tan claramente se manifiesta en las criaturas, grandes y pequeñas, como evidencia de la mano de Dios. Además del designio, un segundo rasgo del mundo creado por Dios era el virtual continuum de formas, desde lo más bajo hasta lo más alto, y en donde los

humanos se encontraban casi arriba del todo, justo un poco por debajo de los ángeles. Tal continuo —conocido como la Gran Cadena del Ser— no era una disposición de relaciones dinámicas entre los organismos, reflejo de sus conexiones históricas y de sus derivaciones evolutivas. Al contrario, señala el biólogo de Harvard, Stephen Jay Gould, «la cadena es una ordenación estática de entidades creadas, inmutables, un conjunto de criaturas dispuestas por Dios en posiciones fijas dentro de una ancestral jerarquía».

Por poderosa que fuera esta teoría tuvo que hacer frente a algunos problemas, en especial a la existencia de lagunas inexplicadas. Una de ellas es la discontinuidad entre el mundo de las plantas y el de los animales. Otra, la que existe entre el hombre y los monos.

Intuyendo que el vacío existente entre los simios y los huma-



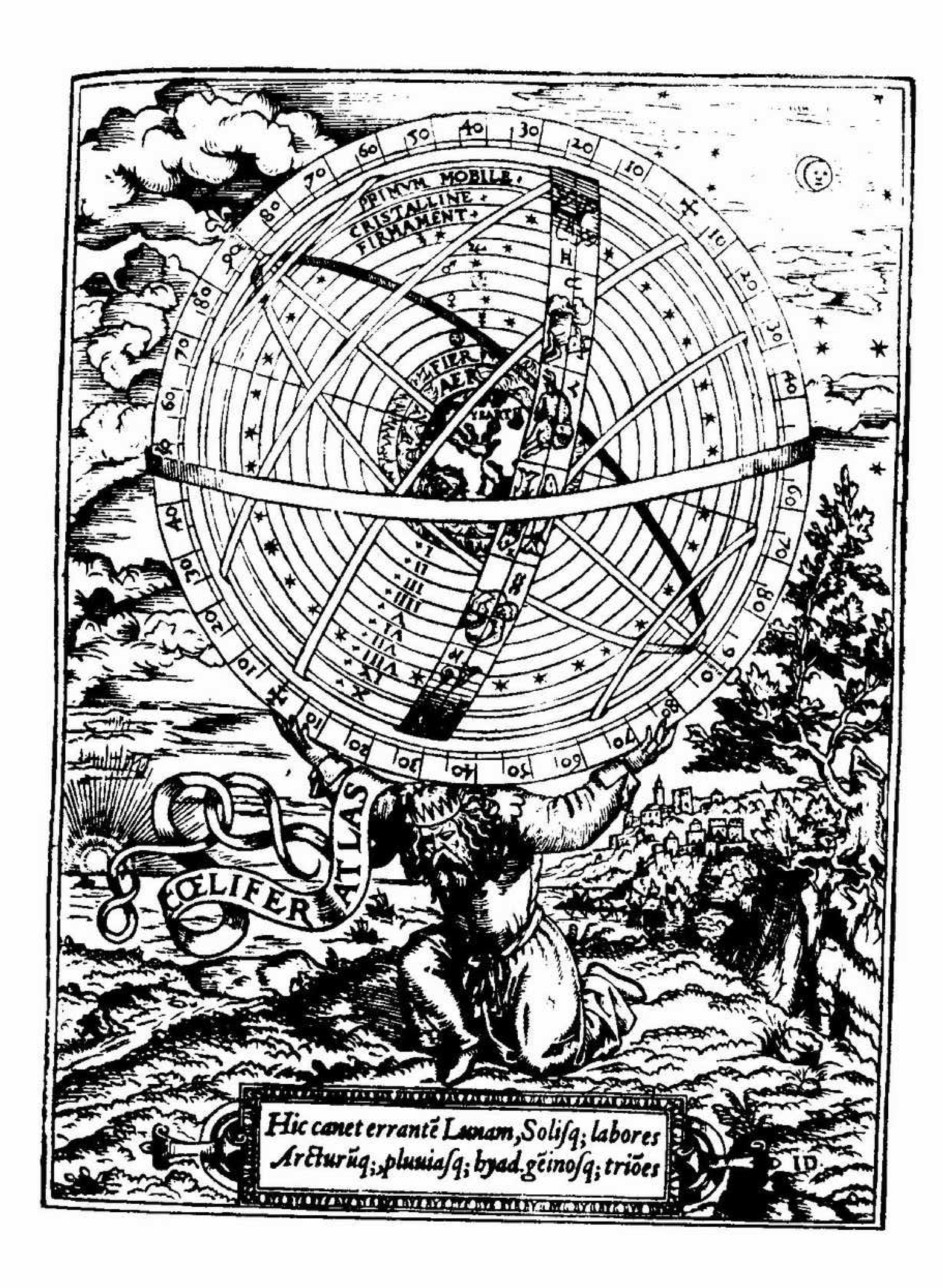
Los Anthropomorpha de Linnaeus. A mediados del siglo XVIII, cuando Linnaeus compiló su *Systema Naturae,* el conocimiento que los científicos occidentales tenían de los grandes simios de África y Asia era cuando menos incipiente. Sustentados en los relatos de los capitanes de navío y otros visitantes ocasionales se generaron relatos fantásticos acerca de tales criaturas. Aquí se muestran, procedentes de una disertación de Hoppius, un discípulo de Linnaeus, cuatro supuestos «simios humanoides», algunos de los cuales fueron considerados especies de *Homo* por Linnaeus. De izquierda a derecha *Troglodyta bontii* o *Homo troglodytes,* según Linnaeus; *Lucifer aldrovandii* o *Homo caudatus; Satyrus tulpii,* un chimpancé y *Pygmaeus edwardii,* un orangután.

nos debía ser llenado, los científicos del dieciocho y principios del diecinueve tendieron a exagerar la humanidad de los simios al tiempo que exageraban la simiez de algunas razas «inferiores». Por ejemplo algunos monos fueron «reconocidos» como capaces de andar erguidos, arrastrar a los hombres a la esclavitud e incluso capaces de dar descendencia después de aparearse con humanos. En contrapartida algunos humanos fueron «reconocidos» como brutos salvajes, desprovistos de cultura y de lenguaje.

Esta percepción del mundo natural tuvo que confluir inevitablemente con el sistema de clasificación formal que había sido desarrollado por Carolus Linnaeus a mediados del siglo XVIII. En su *Systema Naturae*, publicado por primera vez en 1736 y en su versión definitiva en 1758, Linnaeus no solo incluyó al *Homo sapiens* —la especie a la que todos pertenecemos— sino también al *Homo troglodytes* que, por lo poco que se sabía, era activo solo de noche y hablaba en siseos, y también al *Homo caudatus*, del que todavía se sabía menos, excepto que tenía cola. «Linnaeus trabajaba con una teoría que anticipaba tales criaturas» señala Gould «ya que si podían existir en algún lugar, las evidencias imperfectas las hacían aceptables. Más que una mistificación científica propiamente dicha se trata de que aquellos honestos científicos vieron lo que se esperaba que vieran, una flaqueza humana que siempre ha operado en la ciencia —en todas las ciencias— y siempre operará.

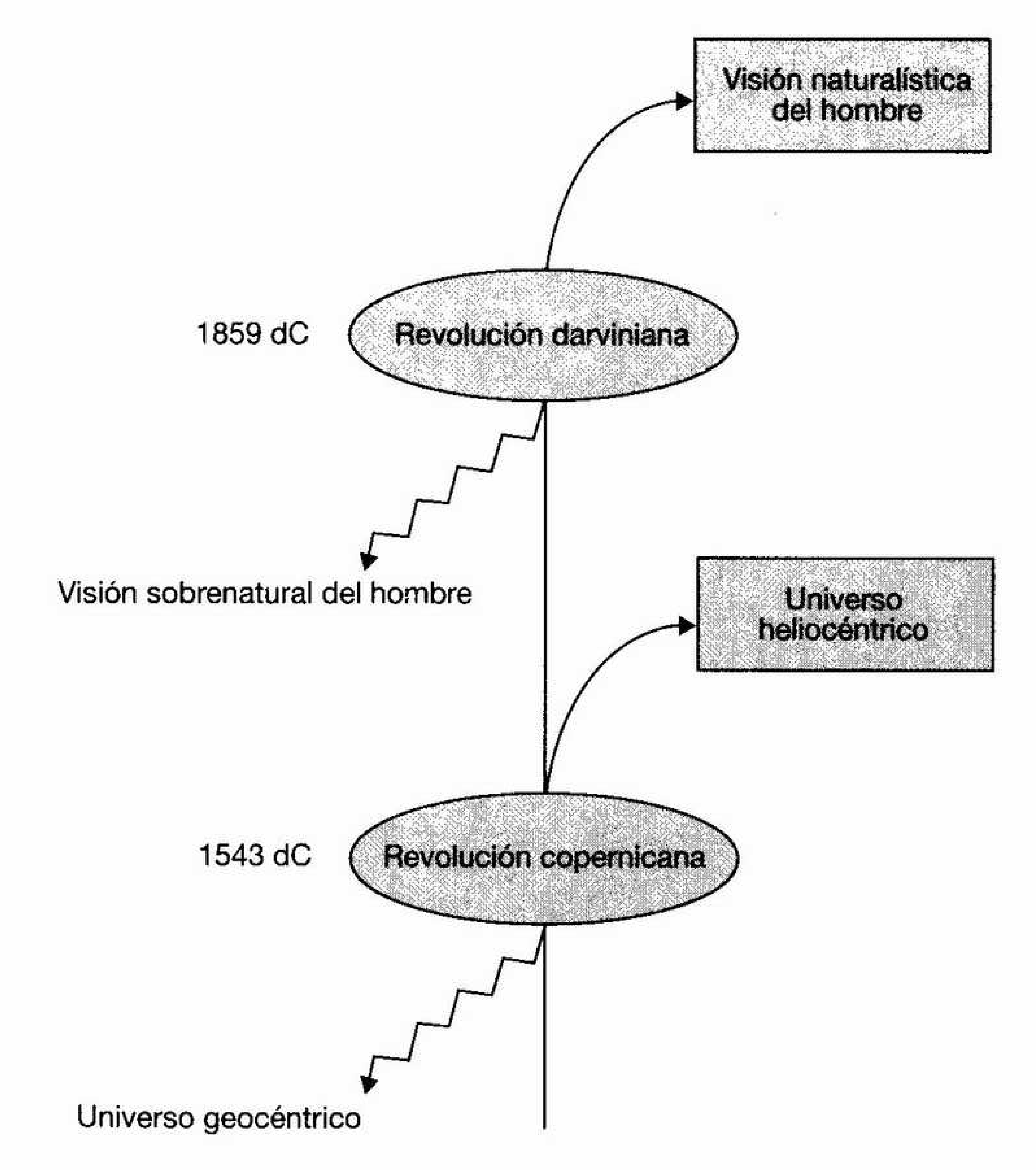
La noción de evolución —la transmutación de las especies— llevaba largo tiempo en el ambiente cuando en 1859 la fuerza de los datos y las argumentaciones contenidas en el *Origin of Species* la probaron decisiva. Las ideas geológicas también habían cambiado, con la noción de «catastrofismo» de Cuvier que había dejado paso libre al «uniformismo» de Hutton y Lyell. Paralelamente se produjo la revisión de la edad aceptada de la Tierra, desde los 6000 años, resultantes de los cálculos deducibles de la Biblia, a los varios millones de años que implicaba el cambio lento pero continuo propuesto por el uniformismo.

Resulta bastante interesante notar que aunque el advenimiento de la era evolucionista barrió una enorme cantidad de prejuicios con respecto al *origen* de la humanidad, muchos elementos relacionados con la *naturaleza* de la humanidad permanecieron sin ser abordados. Por ejemplo, los humanos siguieron siendo con-



El Universo de Ptolomeo. Antes de la revolución copernicana, en el siglo XVI, la concepción escolástica del universo se basaba en las ideas de Aristóteles. La Tierra era considerada como el centro del universo con el sol, la luna, las estrellas y los planetas fijos sobre esferas cristalinas concéntricas que giraban a su alrededor.

siderados como seres de algún modo «por encima» de otros animales, dotados de cualidades especiales —las de la inteligencia, espiritualidad y discernimiento moral. Al mismo tiempo, la gradación desde las razas «inferiores» hasta las «superiores» que integraban la Gran Cadena del Ser no fueron explicadas por el proceso de la evolución.



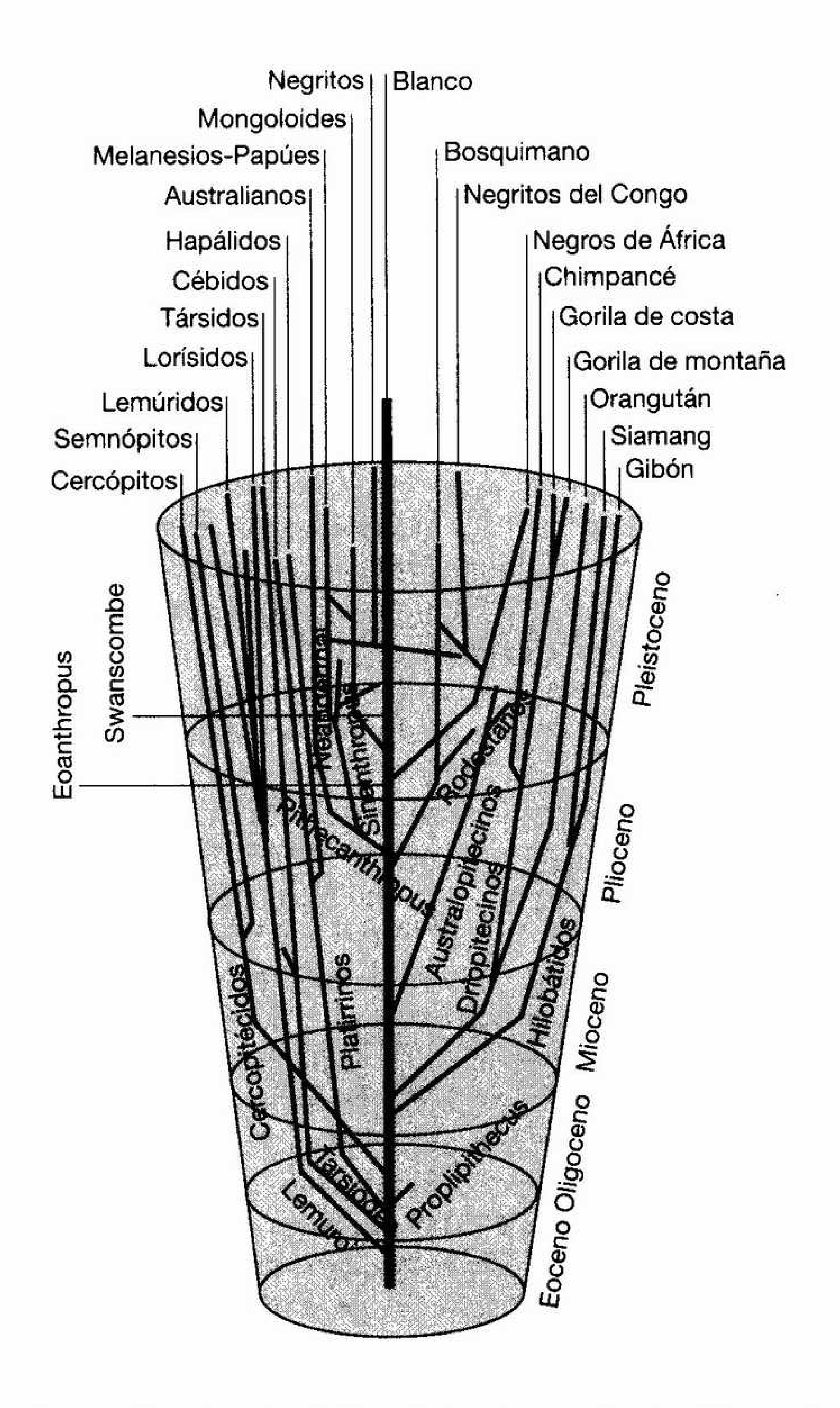
Las dos grandes revoluciones intelectuales. A mediados del siglo XVI, el matemático polaco Nicholas Copernicus propuso una visión heliocéntrica en lugar de la clásica concepción geocéntrica del universo. «La Tierra no es el centro de todas las cosas celestiales» decía, «sino uno de los diversos planetas que giran alrededor del sol, que es uno de los muchos soles que existen en el universo». Tres siglos después, en 1859, Charles Darwin cambió la visión humana de su propia naturaleza, argumentando que los hombres eran parte de la naturaleza, no algo aparte de la naturaleza.

«El progreso de las distintas razas fue desigual» señaló Roy Chapman Andrews, un investigador del American Museum of Natural History durante los años veinte y treinta de esta década: «Algunos se convirtieron en amos del mundo a una velocidad increíble, sin embargo, los tasmanos... así como los aborígenes australianos quedaron largamente rezagados, no mucho más avanzados con respecto del estadio del hombre de Neanderthal». Este tipo de comentarios abiertamente racistas tuvieron eco frecuente en la literatura de la época y se vieron reflejados en los árboles evolutivos publicados en aquel tiempo.

En otras palabras, la desigualdad de las razas —con los negros abajo y los blancos arriba— fue explicada en todo momento como una consecuencia del orden natural de las cosas: antes de 1859 como producto de la Creación divina, después de 1859 como el producto de la selección natural.

De parecida manera se abordó —en el seno de las primeras polémicas relativas a la evolución humana— la noción de progreso y específicamente la inevitabilidad de *Homo sapiens* como fin último de todas las cosas. «Buena parte de la evolución se revela como si hubiera sido planeada para llevarnos al hombre, y en los otros animales y plantas para hacer un lugar adecuado en el mundo donde él pudiera habitar», observó, en 1933, Robert Broom, quién fuera responsable de algunos de los más importantes hallazgos de fósiles humanos en África del Sur durante las décadas de los treinta y los cuarenta, ya en el presente siglo.

La evolución como progreso, el constante e inexorable avance hacia una vida más compleja e inteligente; esta ha sido, y sigue siendo, una noción seductora. «El progreso, o lo que es lo mismo, la evolución, es la religión (de la naturaleza)» escribió en 1927 el británico sir Arthur Keith. De hecho, la noción de progreso como un *etos* director de la naturaleza —y de la sociedad— ha sido una característica de la filosofía occidental, aunque no de todo el pensamiento. Es precisamente el mito del progreso lo que, según Niles Eldredge e Ian Tattersall, la caracteriza. «Una vez evolucionadas, las especies con sus peculiares adaptaciones, comportamientos y sistemas genéticos resultan remarcablemente conservadoras, permaneciendo a menudo sin cambiar durante millones de años. En este sentido resulta erróneo considerar la evolución



El racismo en la antropología. Durante las primeras décadas del presente siglo el racismo era una parte implícita de la antropología, que consideraba las razas «blancas» superiores a las razas «negras» como consecuencia de un mayor grado de esfuerzo y lucha a lo largo de la evolución de las razas. En el grabado —procedente de la segunda edición, de 1946, de la obra de Earnest Hooton, *Up From the Ape*— se muestra explícitamente la supuesta ascendencia de las razas «blancas».

—o en el presente este contexto la historia humana— como una progresión constante, lenta o no.»

Es cierto que algunas especies evolutivamente posteriores son más complejas, en ciertos sentidos, que muchas más tempranas. Sin embargo ello puede explicarse simplemente por un efecto de retorno, por el hecho de que la evolución construye sobre algo preexistente. En términos generales, sin embargo, el mundo no se ha hecho, en su conjunto, biológicamente mucho más complejo; la mayoría de organismos siguen siendo simples, aunque permanecen ocultos por el brillo de las excepciones, en particular por aquella de la cual nos sentimos más próximos.

Incluso esta breve introducción histórica ilustra claramente la perspectiva antropocéntrica con que los paleoantropólogos han venido considerando el mundo natural en el que hemos evolucionado. Tal percepción es probablemente inevitable en cierto grado tal como ya pusiera de manifiesto la temprana observación de Glynn Isaac. Por ejemplo, en 1958, Julian Huxley, nieto de Thomas Henry, sugirió que las particulares cualidades intelectuales y sociales de la humanidad deberían ser reconocidas formalmente asignando a *Homo sapiens* un nuevo grado, el Psicozoo. «Este nuevo grado es de una gran magnitud, por lo menos de tal envergadura como todo el resto del reino animal, aunque prefiero considerarlo como un sector enteramente nuevo del proceso evolutivo, el psicosocial, más que como algo enfrentado al sector no humano.»

La última afirmación en este sentido es la de Robert Foley, de la universidad de Cambridge, quién señala: «el antiguo punto de vista según el cual los humanos son organismos únicos, de un tipo totalmente nuevo». Este modo de pensar lleva a la noción de que el origen humano, por tanto, «requiere un tipo especial de explicación, distinta de la usada para explicar el resto del mundo biológico.»

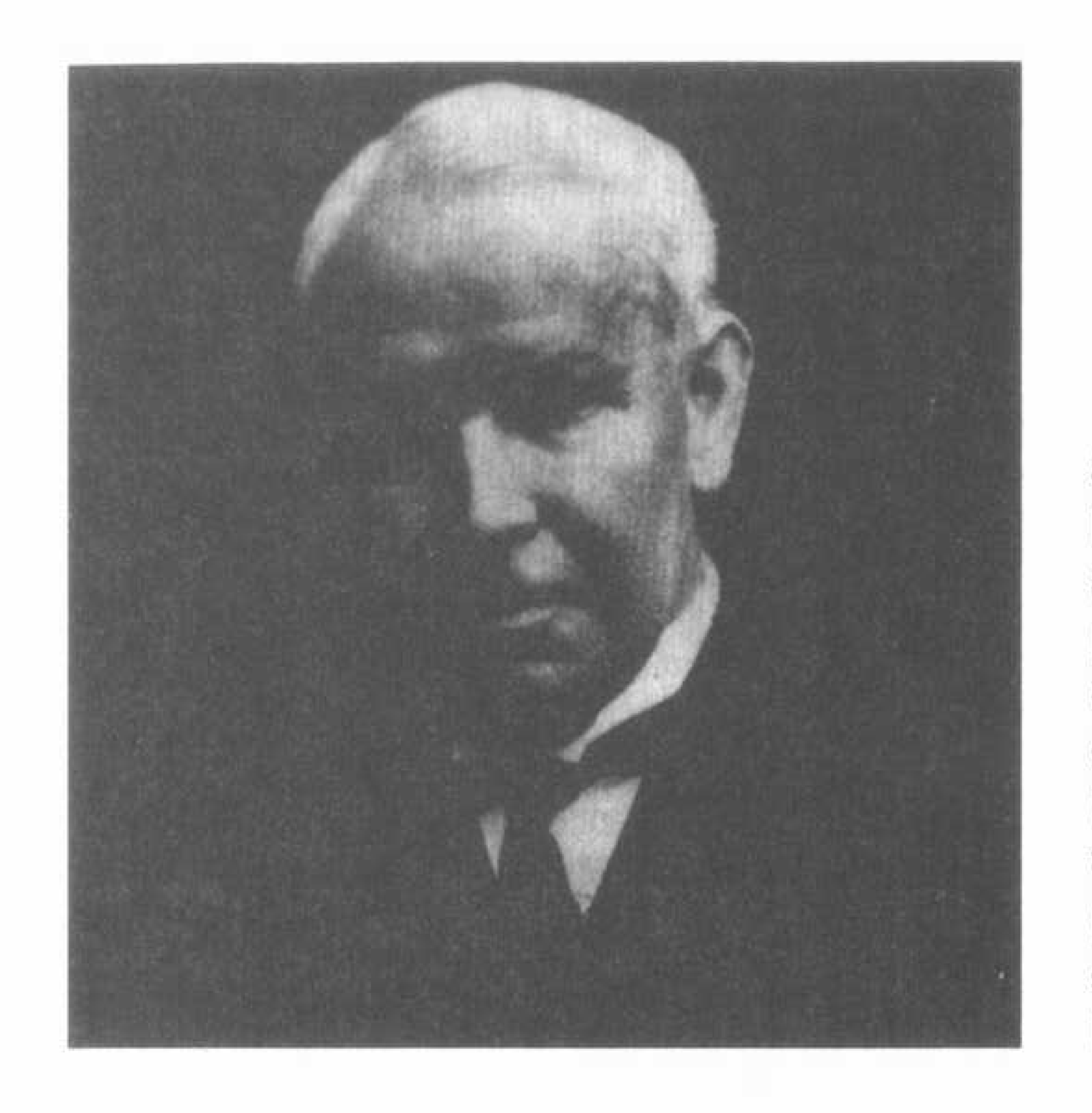
II. LA EVOLUCIÓN HUMANA COMO UN RELATO

«Una de las características específicas de la especie *Homo sapiens* es su amor por las historias» ha escrito Glynn Isaac, «de manera que los relatos sobre la evolución humana son solicitados por la sociedad y tienden incluso hacia una forma común». Isaac se estaba refiriendo a la reciente obra del antropólogo Misia Landau de la universidad de Boston que ha analizado los componentes dramáticos de los escritos profesionales —no sólo de los relatos populares— sobre los orígenes del hombre.

«Los científicos son generalmente cautos acerca de la influencia de la teoría sobre la observación» concluye Landau, «Rara vez reconocen, sin embargo, que muchas teorías científicas son sencillamente relatos». Este aserto es aplicable a todas las ciencias, pero Landau ha identificado varios elementos en la paleoantropología que la hacen especialmente susceptible de caer en el relato, tanto por parte de aquellos que cuentan las historias, como de aquellos que se las escuchan.

En primer lugar, en su búsqueda explicativa de los orígenes del hombre, la paleoantropología debe hacer frente a una serie de eventos en el tiempo que parecen haber transformado un mono en un hombre. En segundo lugar, el sujeto de tales transformaciones somos nosotros mismos. Siendo como somos criaturas egoístas tendemos a encontrar más interesantes las historias sobre nosotros mismos que, por ejemplo, las historias sobre las energías de enlace en los hidrocarburos alifáticos o las rutas de corte alternativas en las moléculas de ARN mensajero.

Tradicionalmente los paleoantropólogos han reconocido cuatro eventos clave en los orígenes de la humanidad; la terrestreali-



Sir Grafton Elliot Smith. Destacado anatomista y antropólogo británico de principios del siglo XX, escribió abundantemente y con una florida prosa sobre la evolución humana: véase la ilustración de la página 17. (Por cortesía del University College de Londres.)

dad, el bipedismo, la encefalización y la cultura (o civilización). Mientras que estos cuatro hitos forman ordinariamente parte de todas las explicaciones acerca de los orígenes del hombre, difiere el orden en que se piensa que se han producido.

Por ejemplo, Henry Fairfield Osborn, director del American Museum of Natural History durante las primeras décadas de este siglo, consideraba que el orden es el que acabamos de dar, el cual dicho sea de paso, coincide estrechamente con el punto de vista de Darwin. Por su parte sir Arthur Keith, una figura prominente de la antropología británica de los años veinte, consideraba que el bipedismo había sido el primer evento, seguido, posteriormente por la terrestrealidad; en otras palabras, el antepasado simiesco de Keith adoptó la marcha bípeda mientras seguía siendo arborícola y solo posteriormente bajó al suelo. Para sir Grafton Elliot Smith, contemporáneo de Keith, la encefalización marcó el camino. Un discípulo suyo, Frederick Wood Jones, mostró su discordancia con Elliot Smith al postular que la encefalización y el bipedismo se desarrollaron mientras nuestro antepasado seguía en los árboles pero que el bipedismo precedió, y no siguió, a la expansión cerebral. Por su parte William King Gregory, al igual que su colega Osborn, argumentó a favor de la primacía de la terrestrealidad,

aunque se separó de él al considerar que la adopción de la cultura (utilización de herramientas) precedió de modo significativo a la expansión cerebral. Y así podríamos seguir con más ejemplos.

He ahí por tanto cuatro elementos comunes relacionados entre sí de diversas formas que pretenden contar, cada una a su modo, la historia del origen del hombre. «Si analizamos la manera en que Osborn, Keith y los demás explican la relación entre estos cuatro acontecimientos, veremos claramente una estructura narrativa» dice Landau «pero es que se trata de algo más que simples historias. Se ajustan a la estructura de los héroes de los cuentos populares». En su análisis de la literatura paleoantropológica, Landau se inspiró en el sistema creado en 1925 por el estudioso de la literatura rusa Vladimir Propp. Dicho sistema, publicado en la obra de Propp *Morfología del cuento popular* incluye una serie de treinta y un estadios que delimitan los elementos básicos del mito del héroe. Landau redujo el número de etapas a nueve pero manteniendo idéntica estructura global: aparece el héroe, el héroe es probado, el héroe triunfa.

En el caso del origen del hombre el héroe es el mono en la selva que está «destinado» a convertirse en nosotros; el clima cambia, la selva decae y el héroe se ve abocado a la sabana donde debe hacer frente a nuevos y terribles peligros. Lucha para superarlos desarrollando su inteligencia, utiliza herramientas de manera que al final emerge eventualmente triunfante, reconocible en usted y en mí.

«Cuando leemos la literatura inmediatamente reconocemos no solo la estructura del mito del héroe, sino también su lenguaje» explica Landau. Por ejemplo, Elliot Smith escribió acerca de «...la maravillosa historia del viaje del hombre hacia su última meta...» y «el hombre no cesó de luchar para alcanzar su destino». Roy Chapman Andrews, un colega de Osborn en el American Museum escribió acerca del espíritu pionero de nuestro héroe: «Acelerado ha sido siempre el tiempo de la evolución humana. Acelerado en su dejar atrás el estadio simiesco primordial, para cambiar cuerpo, cerebro, manos y pies más allá de lo ordinario en la historia de la creación. Acelerado el tiempo cuando puede conquistar la tierra, el mar y el aire, cuando puede convertirse en señor de toda la tierra».

El propio Osborn escribió en un tono similar. «¿Por qué entonces el destino evolutivo ha tratado al mono y al hombre de modo tan diferente? Mientras que el primero ha sido abandonado en la obscuridad de su jungla nativa, al otro le ha sido dado el glorioso éxodo que le ha llevado a la dominación de la tierra, el mar y el cielo». Ciertamente los escritos de Osborn dejan traslucir a menudo de manera bien explícita la noción de drama: «El gran drama de la prehistoria del hombre...» y «el prólogo y la obertura del drama humano...» etc.

Por supuesto que es posible contar historias con un *feeling* similar sobre el «triunfo de los reptiles en la conquista de la tierra», «el triunfo de las aves en la conquista del aire» o algo por el estilo. Y ciertamente cuentos tan conmovedores son fáciles de encontrar entre las descripciones de la historia evolutiva, basta con mirar el héroe de todos los niños: el dinosaurio. Pero el hecho de que en la paleoantropología el héroe del cuento sea *Homo sapiens* —es decir, nosotros mismos— establece una diferencia significativa. Aunque los dinosaurios puedan ser celebrados como los señores de la tierra de su tiempo, sólo el hombre puede ser contemplado como el producto inevitable de la evolución, es decir como el propósito final de la misma, tal como hemos visto en la unidad precedente. Nadie fue tan explícito al respecto como Broom, aunque le traicionara el sentimiento de alabanza al héroe de su prosa.

Pero estas historias no son sólo relatos del definitivo triunfo de nuestro héroe. Conllevan también su moraleja: en particular, el triunfo exige esfuerzo. «La lucha por la existencia fue severa y precisó de toda la inventiva y de todas las facultades, de modo que (el hombre primitivo) tuvo que ingeniárselas para usar por primera vez armas de madera y, después, de piedra, para cazar.»

De acuerdo con Elliot Smith, nuestros antepasados «se vieron impelidos a abandonar sus selvas y buscar nuevas fuentes de alimento y nuevos lugares, en la montaña y en el llano, donde proveer a sus necesidades.» El castigo a la indolencia y a la falta de esfuerzo fue bien claro, a la vista de lo que sucede con los monos que han caído en esta trampa: «mientras el hombre evolucionó en la refriega con las adversas condiciones, el antepasado del gorila y del chimpancé perdió la lucha por la supremacía mental por quedarse satisfecho con sus circunstancias».

...xperie...
...he tremendous drama that .
.nis laboratory of mankind is based o.
.om a skull-cap and femur from Java, a s.
ubia from Rhodesia, and an assortment of bones
.om Western Europe!

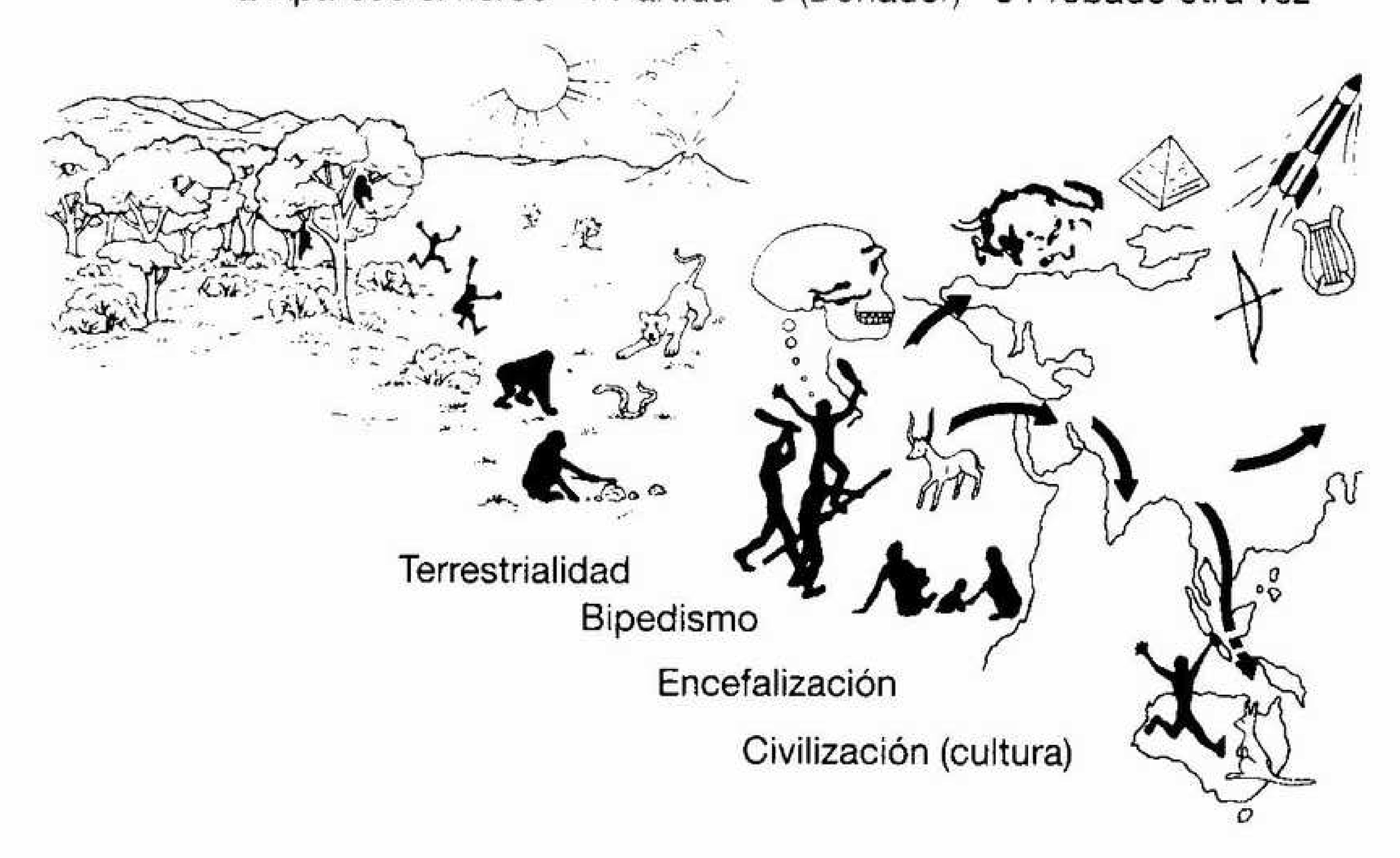
But if we know nothing of the wonderful story of Man's journeyings toward his ultimate goal, beyond what we can infer from the flotsam and jetsam thrown upon the periphery of his ancient domain, it is essential, in attempting to interpret the meaning of these fragments, not to forget the great events that were happening in the more vitally important central area—say from India to Africa—and whenever a new specimen is thrown up, to appraise its significance from what we imagine to have been happening elsewhere, and from the evidence it affords of the wider history of Man's ceaseless struggle to achieve his destiny.

Nature has always been reluctant to give up to Man the secrets of his own early history, or, perhaps, u... ...nsiderate of his vanity in sparing him the f... ...ose less attractive mem... of ... retained ...

Aventuras antropológicas. La ilustración nos muestra un corto pasaje de la obra de sir Grafton Elliot Smith, *Essays on the Evolution of Man*, publicada en 1924, que ilustra el tono de romance que a menudo ha impregnado los escritos antropológicos. Ni la moderna prosa está siempre libre de tales influencias.

Incidentalmente en la literatura de la época de Elliot Smith —y hasta hace bien poco, aunque de forma más atemperada— los monos fueron considerados a menudo como fracasos evolutivos, formas rezagadas en la evolución de las razas. La percepción general hasta hace bien poco consideraba como primitivos los rasgos de los monos modernos mientras que los de los homínidos se consideraban avanzados en lo que no deja de ser una versión más científica del mismo tema.

Aunque las narraciones modernas acerca del origen del hombre evitan de ordinario la prosa regia y la moralización implícita, permanece todavía un aspecto subyacente de aquella estructura narrativa. Se trata de la descripción de los acontecimientos acaecidos «en la transformación del mono en hombre» como si cada uno



El entramado del mito del héroe. Al igual que los cuentos populares antiguos y modernos, las explicaciones acerca de los orígenes del hombre han seguido a menudo la estructura del mito del héroe. El héroe (un antiguo simio) emprende un tránsito durante el cual habrá de hacer frente a una serie de pruebas y oportunidades que la conducirán al triunfo final (la civilización). Relatar la evolución de cualquier especie es, de ordinario, contar un cuento que incluye una serie de acontecimientos históricos; el efecto, en el caso de *Homo sapiens*, consiste en visualizar los acontecimientos como si, desde el principio, el tránsito hubiera sido inevitable.

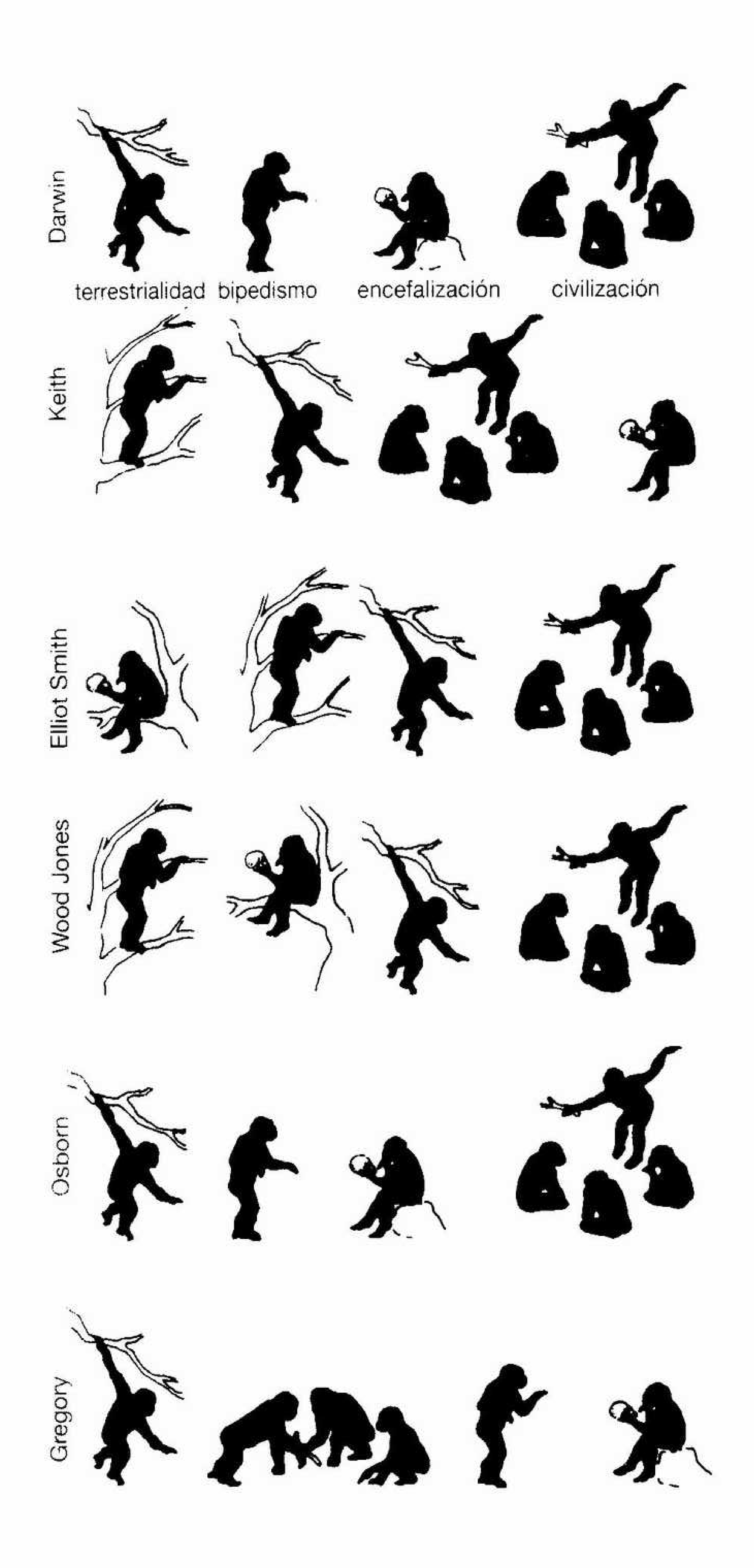
de ellos fuera de alguna manera la preparación del siguiente. «Nuestros antepasados se iniciaron en el bipedismo para hacer y utilizar herramientas y armas ...la utilización de herramientas permitió la expansión cerebral y la evolución del lenguaje ...enriquecidos de esta forma, las sofisticadas interacciones sociales fueron finalmente posibles...» Algo rudo, por cierto, pero este tipo de razonamiento fue común en la época de Osborn y no es desconocido hoy en día.

¿Por qué sucede? «Contar una historia no consiste simplemente en añadir episodios uno detrás de otro», explica Landau. «Consiste en crear relaciones entre acontecimientos. Tomemos por ejemplo a nuestro hipotético antecesor «bajando al suelo» el pri-

mero y crucial avance en el largo camino hacia la humanidad. Es fácilmente imaginable como un evento de esta naturaleza puede ser percibido como un decidido primer paso en la larga jornada evolutiva: el simio indefenso frente a los desconocidos azares predatorios de la sabana. «No hay nada inherentemente transicional en el descenso al suelo, a no ser la importancia del momento» dice Landau «y solo adquiere su valor en relación con nuestra concepción global del curso de la evolución humana».

Si la evolución fuera un programa de mejora constante, firmemente progesivo, la transformación del simio en hombre puede ser considerada como una serie de nuevas adaptaciones, cada una de las cuales prepara y conduce naturalmente por y hacia la siguiente. Se trataría de un escenario de progreso continuado a través del tiempo, en una dirección determinada. Desde nuestro ventajoso punto de vista, desde el cual podemos contemplar el punto final, resulta tentador contemplar el proceso de este modo, debido a que actualmente podemos ver como todos estos pasos han ocurrido realmente. Pero ignora el hecho de que la tendencia de la evolución es a operar más bien a saltos, de una forma impredecible, derivando abruptamente desde una «meseta adaptativa» a otra. Y el mundo que tenemos es simplemente una realidad contingente, una entre incontables posibilidades (véase el capítulo IV).

Por ejemplo, no puede afirmarse que el primer mono bípedo se convirtiera inevitablemente en un constructor de herramientas de piedra. De hecho, si el registro arqueológico constituye alguna guía, estos dos acontecimientos —el bipedismo y la adquisición de la capacidad de construir herramientas de piedra— están separados por, por lo menos, dos millones y medio de años y quizá por muchos más. Otro millón de años debió pasar hasta que tuvo lugar una nueva expansión cerebral, y otra vez de forma abrupta. El origen de los humanos anatómicamente modernos después de otro millón de años, o algo así, fue —otra vez— un acontecimiento brusco. Es decir, aunque a menudo se escribe que nuestros antepasados se vieron impulsados de formas inexorable a lo largo de una trayectoria evolutiva, que finaliza en *Homo sapiens*, se está describiendo simplemente lo que ha sucedido, pero ignoran las otras muchas posibilidades que no han tenido lugar. Tal como



Landau señala: «Existe una tendencia en las teorías de la evolución de los homínidos a definir los orígenes en términos de finalidades.»

Para la paleoantropología el lenguaje es una importante herramienta científica: es utilizado para la descripción técnica de los fósiles y para las explicaciones importantes de los escenarios evolutivos. Es bien cierto que todos los científicos deberían pararse a escrutar el lenguaje que utilizan, por cuanto entretejido con él habrá elementos de numerosas asunciones no explicitadas. En paleoantropología —para la que la narrativa constituye un vehículo de sus puntos de vista particularmente seductor— resulta especialmente importante que de vez en cuando uno examine cuidadosamente lo que dice y cómo lo dice.

◀ **Diferentes maneras de contar la historia**. Aun cuando los antropólogos están de acuerdo en considerar que el tránsito de la humanidad implicó los mismos acontecimientos fundamentales —terrestrialidad, bipedismo, encefalización y civilización—, las distintas autoridades a veces los han situado en posiciones ligeramente diferentes. Por ejemplo, aunque Charles Darwin consideró que el antepasado mono empezó por bajar al suelo, en donde desarrolló el bipedismo, sir Arthur Keith creía que el simio se hizo bípedo antes de dejar de ser arborícola. (Por cortesía de Misia Landau/*American Scientist*.)

III. PERSPECTIVA HISTÓRICA

El debate sobre el origen del hombre ha avanzado sustancialmente en los últimos años, particularmente en la ampliación de las bases científicas de las discusiones. Sin embargo, muchas de las cuestiones que se plantean las investigaciones actuales tienen profundas raíces históricas. Un breve resumen del devenir del tema durante, más o menos, los últimos 100 años nos servirá para situar los modernos debates en su contexto histórico.

Dos temas principales han sido recurrentes en este siglo de paleoantropología, cada uno de los cuales ha sido considerado más o menos importante en distintas épocas, de acuerdo con los flujos y reflujos de las mareas intelectuales. En primer lugar las relaciones entre los humanos y los simios, ¿muy próximos, muy distantes? En segundo lugar la «humanidad» de nuestros antepasados directos, los primeros homínidos.

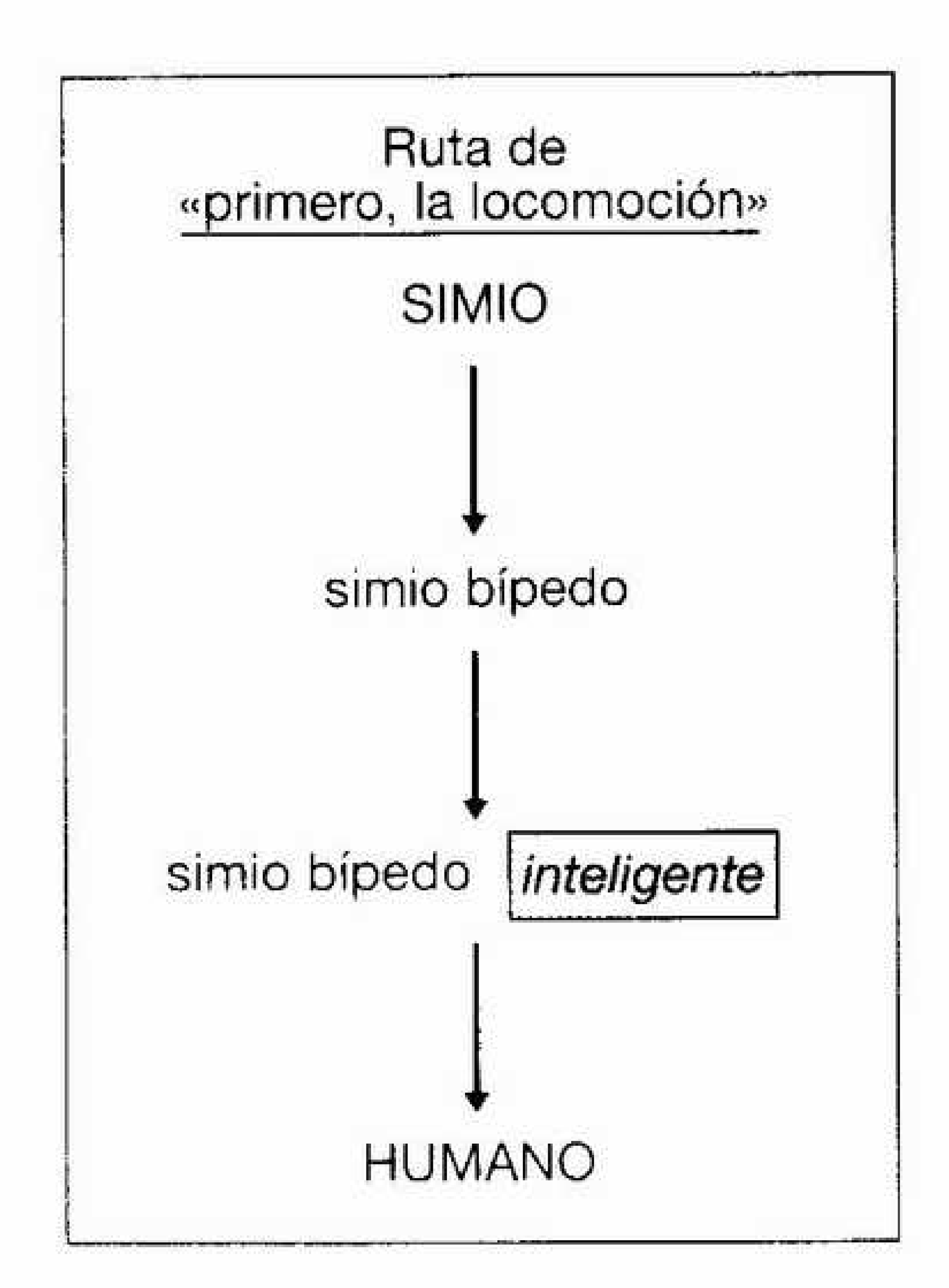
Durante el siglo pasado el tema de nuestras relaciones con los simios efectuó un ciclo completo, desde la época de Darwin, Huxley y Haeckel hasta poco después del cambio de siglo, se consideró que los parientes más próximos de los humanos eran los simios africanos chimpancé y gorila, mientras que el gran simio asiático, el orangután, fue considerado algo más distante. Después, desde los años veinte a los sesenta los humanos fueron distanciados de los grandes simios, que fueron considerados como pertenecientes a un grupo evolutivo muy singular. Desde los años sesenta, sin embargo, el punto de vista convencional retornó a la perspectiva darviniana.

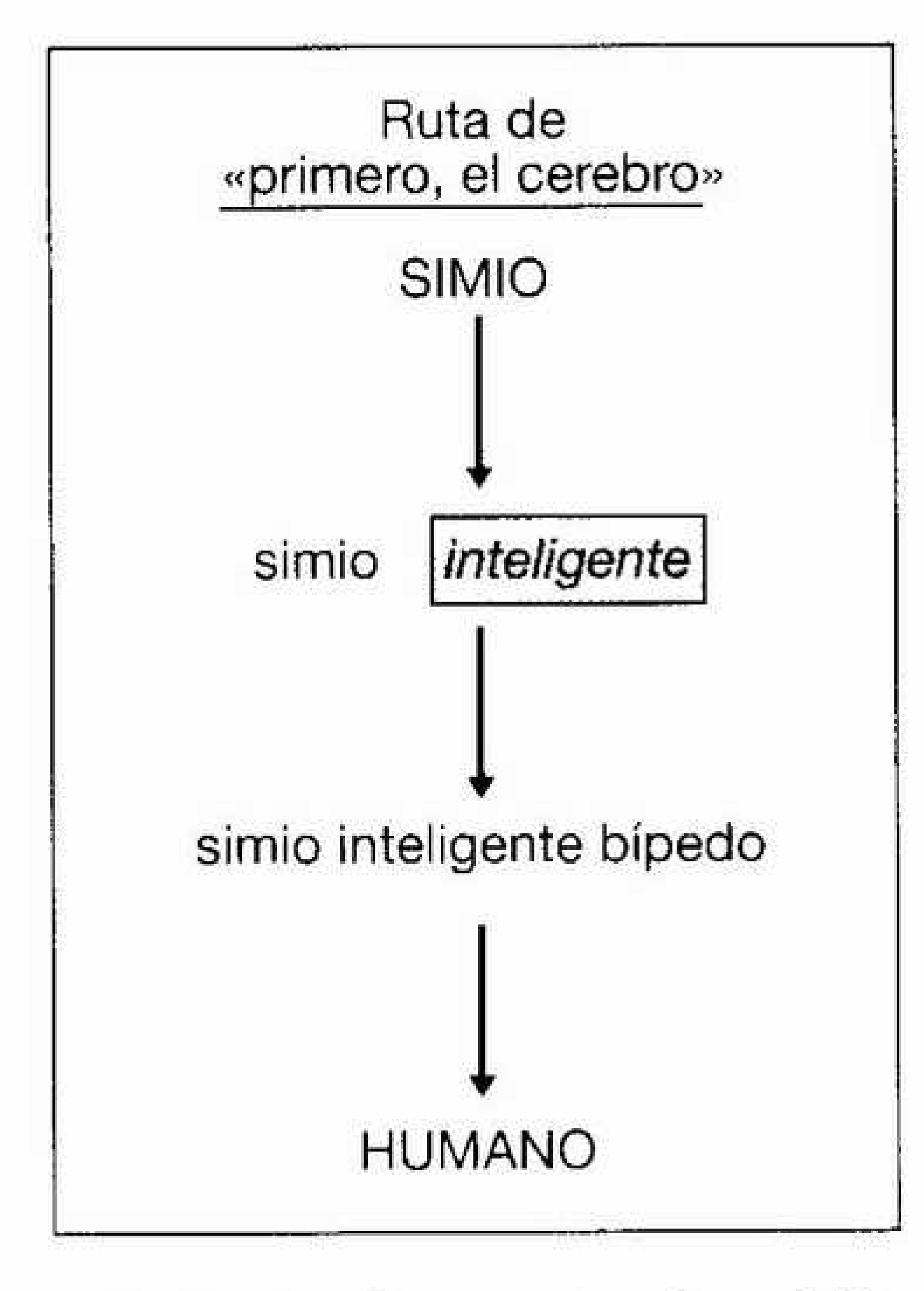
Esta mutación de las opiniones ha corrido paralela —de modo incidental— a otra deriva de ideas, relacionada con la anterior, relativa a la localización de la «cuna de la humanidad». Darwin

apoyó la causa de África: Asia ganó popularidad durante las primeras décadas del siglo XX. África vuelve a estar actualmente en el candelero.

Mientras las ideas acerca del simio humano/africano daba una vuelta completa, la cuestión de la humanidad del linaje homínido también cambiaba, pero en una sola dirección. De manera específica, los homínidos —a excepción del propio *Homo sapiens*— han ido gradualmente perdiendo parecido con los humanos a ojos de los paleoantropólogos, particularmente en las dos últimas décadas.

Una vez que la obra de Darwin hubo establecido definitivamente el concepto de evolución como una parte de la corriente principal del pensamiento del siglo XIX, los científicos tendieron a plantearse la cuestión del origen del hombre en términos naturales más que sobrenaturales. Y lo que es más importante, como hemos dicho en el capítulo anterior, también tendieron a explicar aquellas cualidades muy especiales de la humanidad, aquellas que sirven para separarnos del resto del mundo natural. Éste era el





Puntos de vista contrapuestos. Una de las principales divergencias de opinión por lo que respecta a la evolución humana fue el papel jugado por el desarrollo cerebral ¿Fue un desarrollo temprano o tardío? La idea de «el cerebro, lo primero», defendida por Elliot Smith, resultó importante para facilitar el camino a la aceptación del fraude de Piltdown.

desafío —y la respuesta marcaría el tono intelectual durante largo tiempo.

En su obra *Descent of Man*, Darwin identificó aquellas características que aparentemente hacen al hombre especial —inteligencia, destreza manual y tecnología, bipedismo— argumentando que un simio provisto de una pizca de cada una de estas cualidades tendría probablemente ventaja sobre los demás simios. Una vez los primeros humanos establecidos en su trayectoria evolutiva, la eventual emergencia de *Homo sapiens* sería, bajo el influjo de la selección natural, inevitable. En otras palabras, el origen del hombre era explicable en términos de cualidades humanas. Y el origen de los *homínidos* se equiparaba al origen del *hombre*. Se trataba de una fórmula seductora, que perduró hasta hace bien poco.

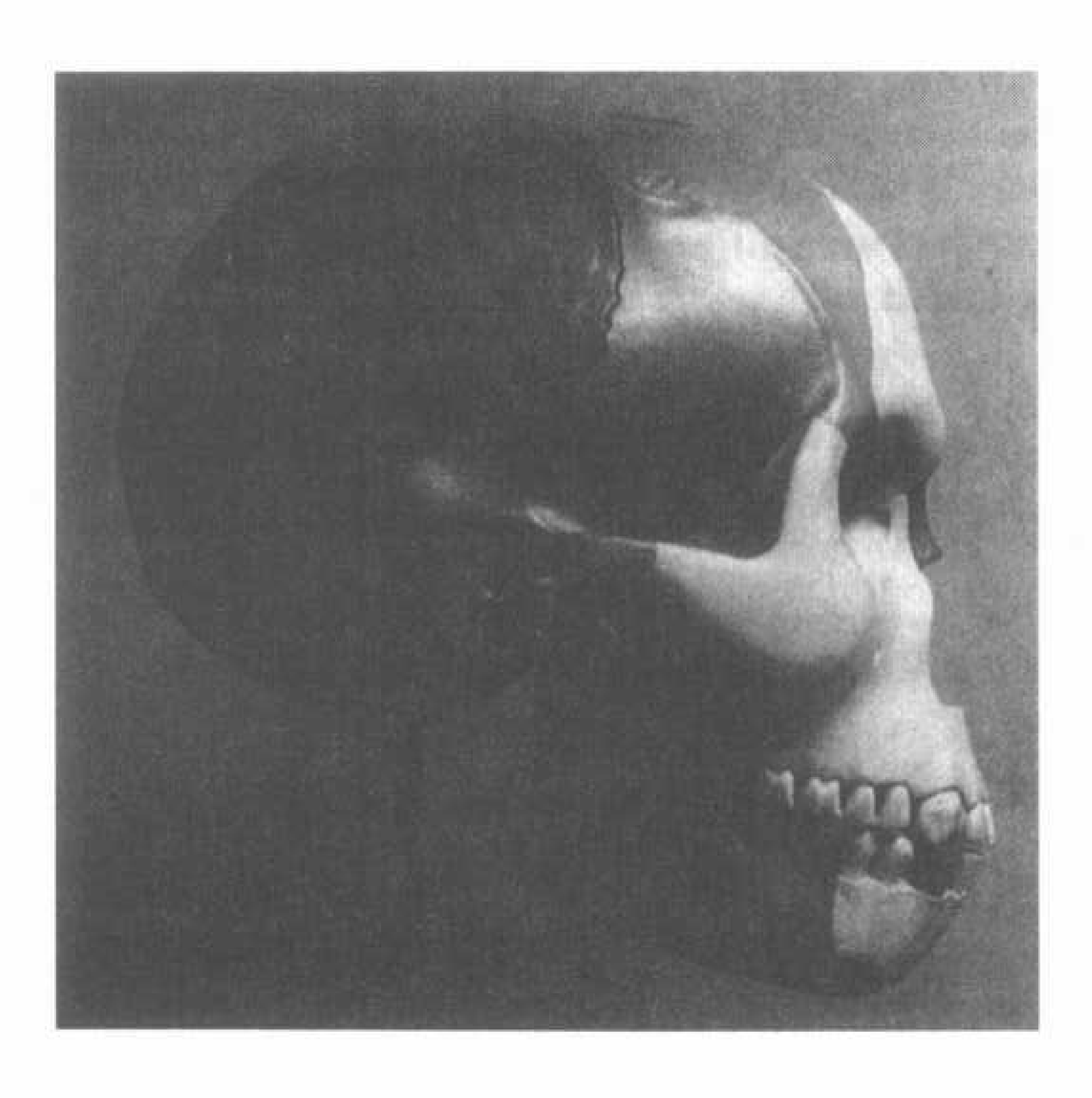
Con el cambio de siglo tuvieron lugar diversos debates intelectuales relacionados entre sí, uno de los cuales se refería al orden en que se habían producido los principales cambios anatómicos en el linaje humano. Una de las nociones era que el primer paso en el camino hacia la humanidad fue la adopción de la locomoción bípeda. Una segunda era que el cerebro siguió el camino dando lugar a una criatura inteligente aunque todavía arborícola. Fue en este clima intelectual en el que el autor de la famosa patraña de Piltdown —una quimera de piezas procedentes de un cráneo humano moderno y una quijada de orangután, convenientemente adulterados para conferirles una apariencia de fósil antiguo— perpetró su plan en 1912.

Los «fósiles» de Piltdown parecían confirmar no sólo la primacía del cerebro, sino también que, en la historia humana, algo próximo a las modernas formas *sapiens* existía ya desde muy antiguo. La aparente confirmación de este último hecho —la extrema antigüedad del hombre— era importante para el prominente antropólogo británico sir Arthur Keith y para Henry Fairfield Osborn, director del American Museum of Natural History durante las tres primeras décadas del siglo, puesto que sus teorías lo exigían. Una de las consecuencias de Piltdown fue que el Neanderthal —uno de los pocos fósiles genuinos de la época— fue descalificado como antepasado directo de *Homo sapiens* debido a que parecía haber aparecido después que Piltdown, mientras que, en cambio, era más primitivo.

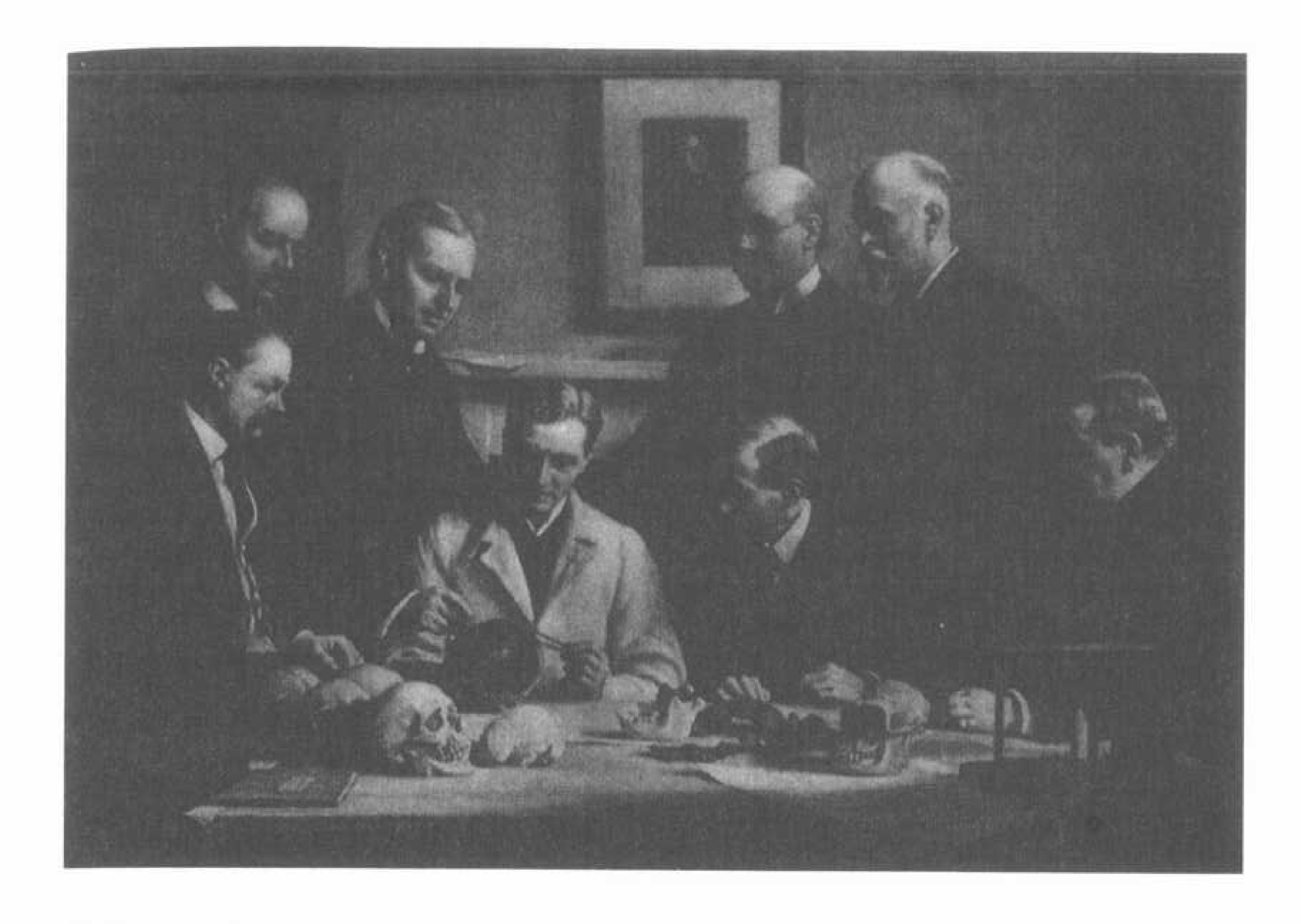
Para Osborn, Piltdown fue un considerable apoyo para su teoría acerca de los albores de la humanidad, la cual postulaba que el hombre se había originado en las elevadas mesetas de Asia Central y no en las junglas africanas. Durante los años veinte y treinta, Osborn permaneció en constante —aunque caballeresco— debate con su colega William King Gregory que era portador de la cada vez más impopular antorcha de Darwin/Huxley/Haeckel relativa a la estrecha relación existente entre los humanos y los simios africanos —la teoría del hombre mono.

Aunque Osborn nunca fue demasiado claro sobre con quién debieron guardar parecido los primeros progenitores de los humanos, su aliado Frederick Wood Jones tenía firmes ideas al respecto. Wood Jones, un anatomista británico, interpretó los rasgos básicos de la anatomía del simio y del mono como especializaciones completamente ausentes de la anatomía humana. En consecuencia propuso, en 1919, su «hipótesis del tarsioide» que trataba de buscar los antecedentes del hombre en un lugar muy bajo del árbol de los primates.

En términos actuales la propuesta de Wood Jones significaría situar el origen del hombre en la región de hace 50 o 60 millones de años, cerca del origen de la radiación de los primates, mientras



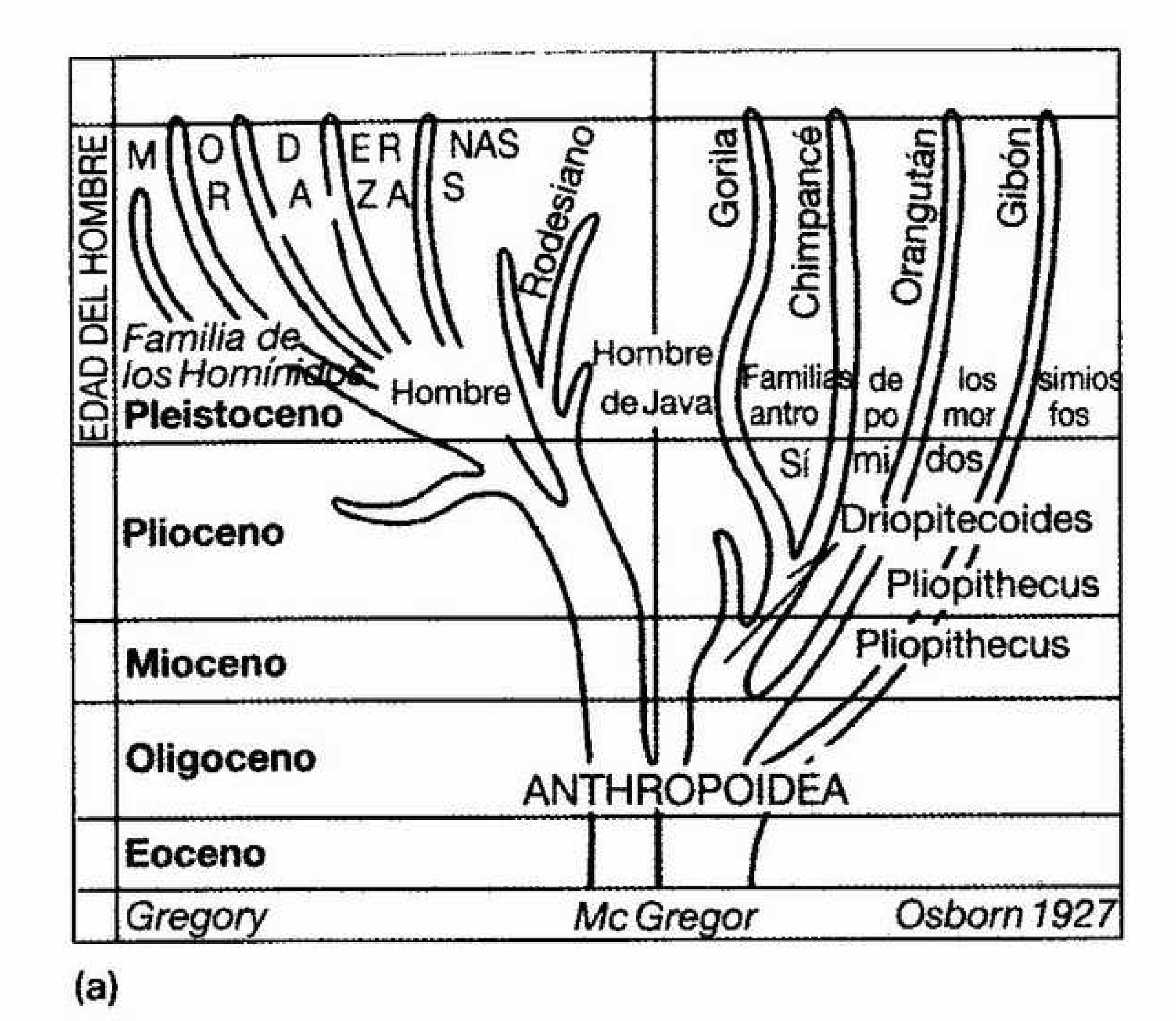
Una quimera fósil. Molde de la reconstrucción de Piltdown, basada en la mandíbula inferior, los caninos y algunos fragmentos de cráneo (en oscuro). La rápida aceptación de la impostura de Piltdown —quimera de cráneo humano moderno y mandíbula de orangután— se debió a la adhesión de las fuerzas vivas británicas a la teoría del «cerebro primero». (Por cortesía del American Museum of Natural History.)



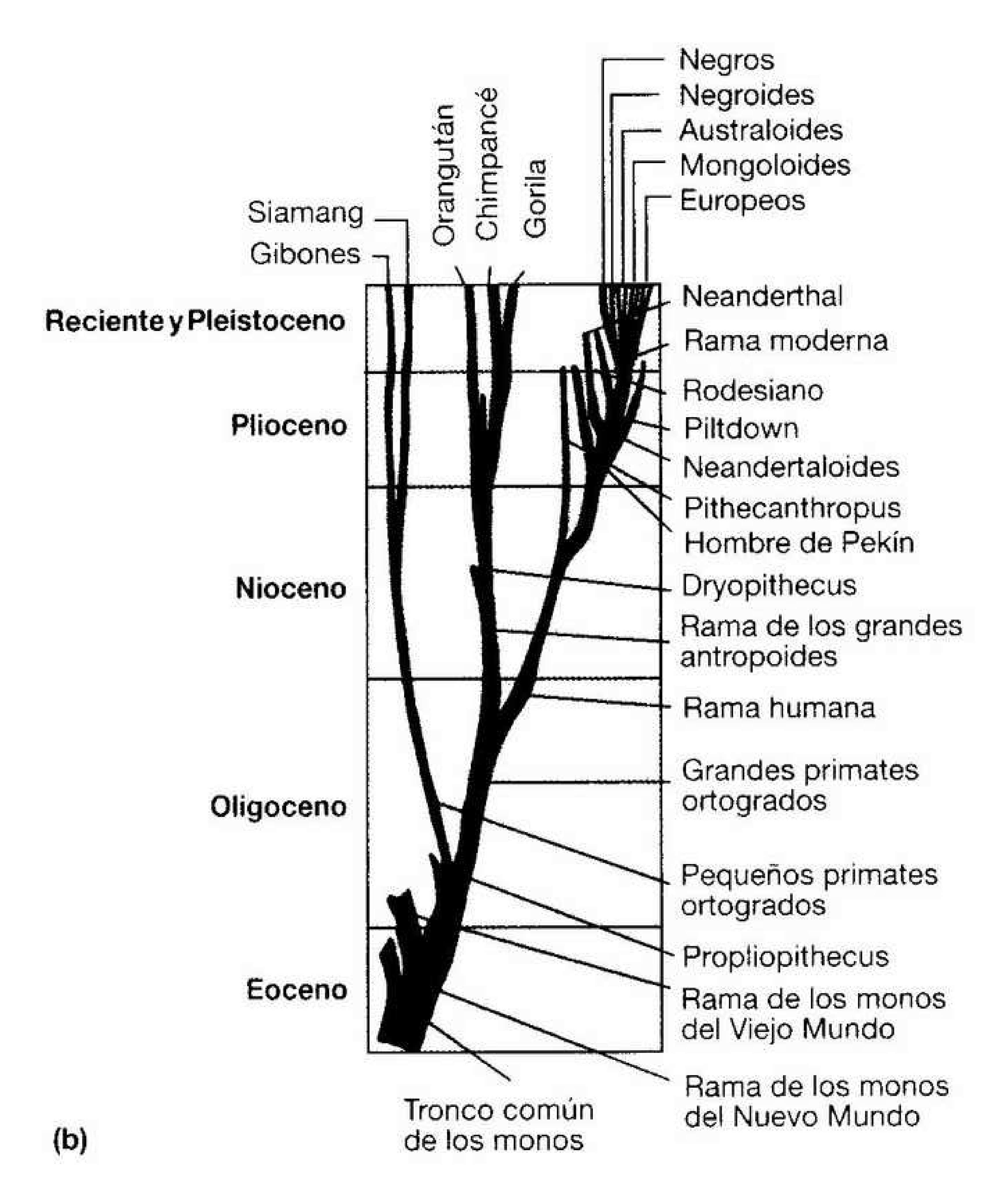
Debate sobre el cráneo de Piltdown. En segunda fila, de izquierda a derecha: F. G. Barlow, Grafton Elliot Smith, Charles Dawson y Arthur Smith Woodward; en primer plano, de izquierda a derecha: A. S. Underwood, Arthur Keith (examinando la calavera), W. P. Pycraft y Ray Lankester. El hombre fósil de Piltdown, descubierto en 1912 y reconocido como un fraude en 1953, encajaba estrechamente con las concepciones sostenidas por los antropólogos británicos que lo aceptaron como genuino de forma acrítica. (Por cortesía del American Museum of Natural History.)

que la noción de Keith de algún tipo de simio primitivo lo situaría en el tramo de unos 30 millones de años de antigüedad.

Durante las décadas de los treinta y de los cuarenta los argumentos anti-simio de Osborn y de Wood Jones desaparecieron pero la posición de Gregory no prevaleció de inmediato. Gregory había argumentado a favor de una estrecha relación entre los humanos y los simios africanos en base a la similitud de estructuras anatómicas. Otros, entre los cuales Adolph Schultz y D. J. Morton decían, en cambio, que aunque los humanos probablemente habrían derivado de una cepa simiesca, las semejanzas existentes entre los humanos y los simios africanos modernos eran el resultado de una evolución paralela. Esta postura dominó el pensamiento de los sesenta, firmemente defendida por sir Wilfrid Le Gros



(a)



(b)

Clark, el más destacado anatomista de primates británico de la época. Los humanos, se decía, derivan de la base de una cepa simiesca, anterior a las especializaciones desarrolladas por los simios africanos.

Durante los años cincuenta y sesenta se fueron acumulando a un ritmo significativo pruebas fósiles relativas a los primeros simios y se fue haciendo evidente que esas criaturas no eran simples versiones primitivas de los simios modernos tal como tácitamente se había asumido. Ello significaba que aquellos que aceptaban una relación evolutiva entre los humanos y los simios pero no aceptaban una estrecha relación entre el hombre y los simios africanos modernos no podían ahora remontarse en la historia del grupo para «evitar» la especialización de las especies modernas. Al mismo tiempo aquellos que habían insistido en que las semejanzas entre los simios africanos y los humanos eran el resultado de una herencia común, no de una evolución paralela, se vieron forzados a apoyar un origen muy reciente de la línea humana. Entre los defensores de este último argumento ocupa un lugar prominente Sherwood Washburn, de la Universidad de California, en Berkeley.

Uno de los descubrimientos fósiles de los sesenta —en realidad un redescubrimiento— que parecía confirmar la idea de una evolución paralela para explicar las semejanzas entre el hombre y los simios africanos fue realizado por Elwyn Simons, entonces en la universidad de Yale. El espécimen fósil era *Ramapithecus*, una criatura simiesca que vivió en Eurasia hace quince millones de años y parecía compartir algunos rasgos anatómicos (en los dientes y en las mandíbulas) con los homínidos. Simons, firmemente apoyado más tarde por David Pilbeam, propuso *Ramapithecus*

◀ **Dos árboles genealógicos.** (a) Según Henry Fairfield Osborn (1927) la evolución humana muestra una separación muy temprana entre los humanos y los simios a los que, de acuerdo con la escala geológica actual, correspondería una antigüedad de unos 30 millones de años. (b) Punto de vista, algo anterior, de sir Arthur Keith; también en este caso la separación entre el hombre y los simios se sitúa muy pronto y también aquí largas líneas de descendencia conectan las especies modernas con la cepa ancestral, costumbre que ha persistido hasta hace bastante poco. Nótese también la muy larga historia de las razas humanas modernas.

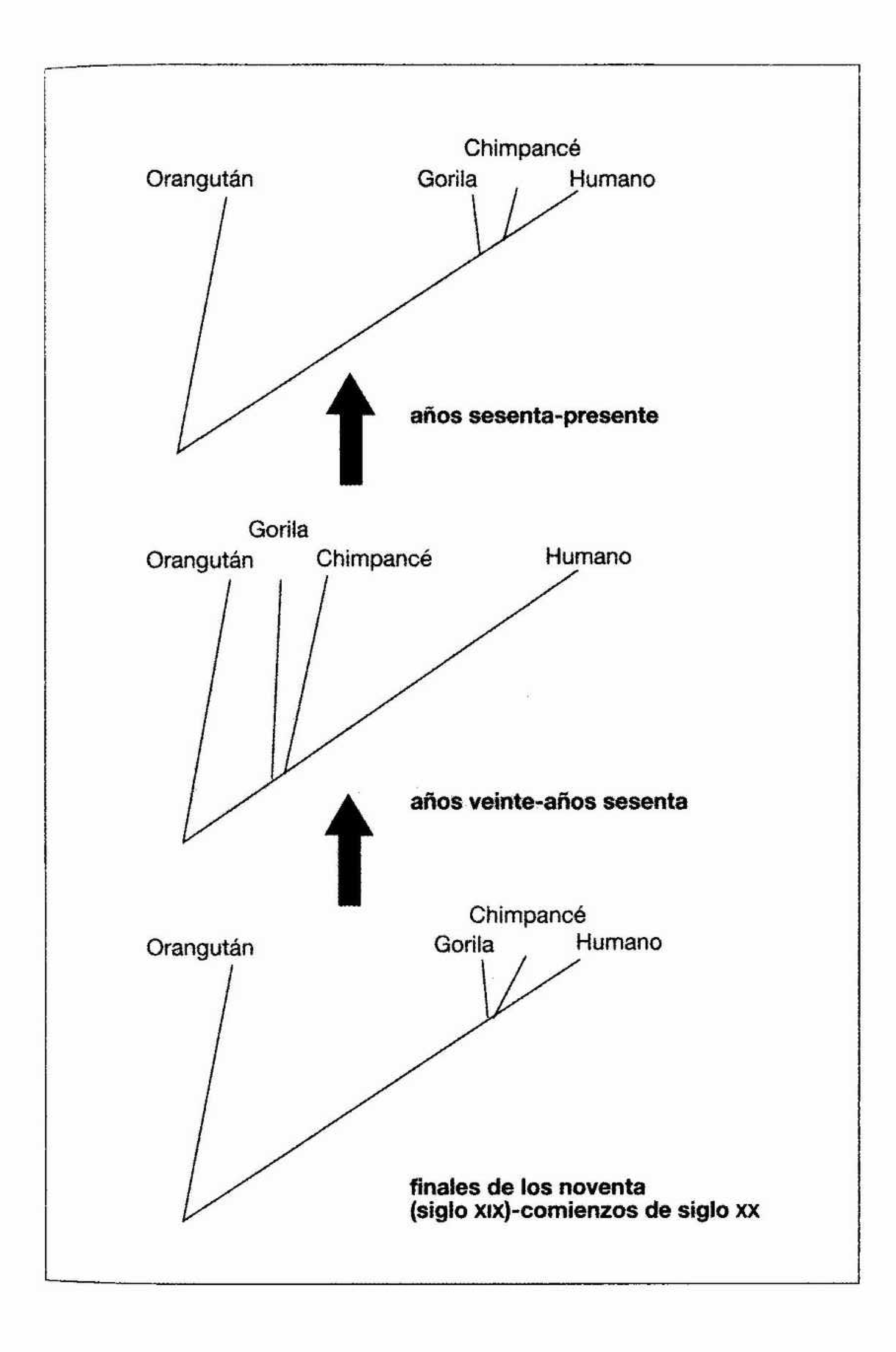
como el inicio de la línea homínida, rechazando así la conexión entre el hombre y los simios africanos.

Los argumentos a favor de la relación entre los humanos y los simios africanos parecían girarse en contra de la reformulación de las ideas relativas a las relaciones internas existentes entre los simios. En 1927, G.E. Pilgrim había sugerido que los simios debían ser tratados como un grupo natural, con los humanos situados evolutivamente a mayor distancia. Esta idea llegó a hacerse popular y llegó a constituir una asunción generalizada hasta que las evidencias surgidas de la biología molecular la privaron de fundamento, merced al trabajo, en 1963, de Morris Goodman en la Wayne State University. Los resultados de biología molecular aportados por Goodman, procedentes del análisis de proteínas de la sangre, indicaban que los humanos y los simios africanos forman un grupo natural, ocupando el orangután una posición más distante.

De esta manera quedaba reinstalado el punto de vista de Darwin/Huxley/Haeckel con Gregory, primero, y Washburn, después, como sus campeones. Posteriores evidencias derivadas de la biología molecular —y de los fósiles— parecen confirmar la hipótesis original de Washburn acerca de que el origen de la línea humana es realmente reciente, entre hace 5 y 10 millones de años. *Ramapithecus* ya no siguió siendo considerado como el primer homínido sino simplemente uno de tantos simios primitivos.

Mientras tanto, también los descubrimientos de fósiles de homínido y de las herramientas de piedra que aparentemente habían fabricado se habían ido acumulando desde los cuarenta hasta los setenta, primero en África del Sur y después en el Este de África. La cultura —y especialmente la fabricación de herramientas de piedra y su utilización para la caza y el despiece de animales— se había claramente convertido en un tema dominante, en la medida en que ser homínido implicaba un tipo de vida cazador-recolector. La importancia de la cultura como la característica homínida fue expresada de un modo extremo en la hipótesis de una sola especie, promulgada en los años sesenta por C. Loring Brace, de la Universidad de Michigan.

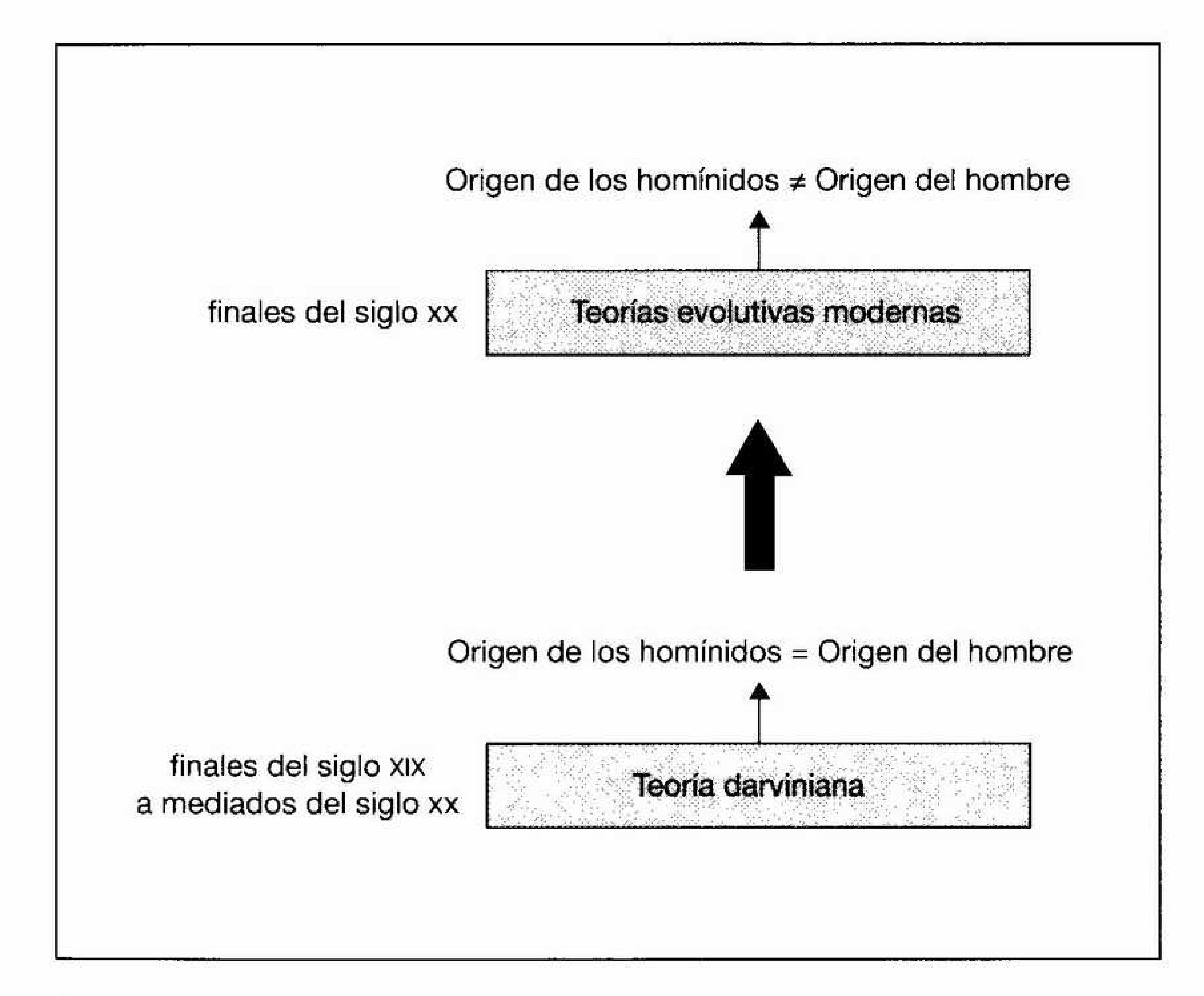
Una sola especie de homínido existió en cada momento del pasado, señala dicha hipótesis, de modo que la historia humana ha



Modelos de parentesco. Entre comienzos del presente siglo y el momento actual las ideas acerca de las relaciones entre los simios y el hombre han dado una vuelta completa.

progresado por medio de un continuo perfeccionamiento en una única escala evolutiva. El argumento principal descansa sobre una supuesta regla de la ecología: el principio de exclusión competitiva. De este modo, la cultura fue considerada como una adaptación conductual tan nueva y poderosa que dos especies culturales simplemente no podrían coexistir. Puesto que todos los homínidos son culturales por definición, sólo una especie de homínido puede existir en un momento dado.

La hipótesis de la especie única decayó finalmente cuando a mediados de los setenta los descubrimientos fósiles procedentes de Kenya demostraban claramente la coexistencia de dos especies muy distintas de homínidos: una era *Homo erectus,* una especie de



Los homínidos como humanos. Hasta hace bastante poco frecuentemente los antropólogos pensaban en características parecidas a las humanas cuando consideraban los orígenes de los homínidos, una costumbre que se remonta a Darwin. En la actualidad la humanidad de los homínidos se considera un desarrollo evolutivo más reciente.

cerebro grande que parecía ser un antepasado de *Homo sapiens*: la otra era *Australopithecus boisei,* una especie de pequeño cerebro que se habría extinguido. Los descubrimientos y los análisis posteriores que implicaban que podía haber varias especies de homínidos coexistiendo en África hace unos dos millones de años, sugerían que distintos tipos de nichos ecológicos pudieron ser explotados con éxito. Ello implica que ser homínido no significa necesariamente ser cultural. De manera que ya no se podía seguir equiparando el origen de los homínidos con el origen de los humanos.

Durante la pasada década no sólo se ha profundizado en la apreciación del espectro de las adaptaciones de los homínidos —que incluye la idea de un simio bípedo— sino que el linaje que eventualmente ha conducido a *Homo sapiens* ha sido percibido como mucho menos humano. Ha aparecido la idea de una versión reducida del tipo de vida moderno cazador-recolector y en su lugar parece haber tomado cuerpo más bien un poco usual simio africano capaz de adoptar algunas nuevas estrategias, no simiescas, de subsistencia.

El origen de los homínidos es ahora, por tanto, algo completamente separado de cualquier noción relativa al origen del hombre. Las cuestiones relacionadas con los orígenes del linaje de los homínidos caen ahora de lleno en los dominios del territorio de la ecología del comportamiento y no se remontan hacia aquellas cualidades que pueden ser percibidas como algo que nos separa del resto de las criaturas animales. Las preguntas relativas al origen del hombre se plantean actualmente en el contexto de la biología de los primates.

IV. LA MODERNA HISTORIA EVOLUTIVA

«Me propongo dos objetivos distintos; demostrar que, primero, las especies no han sido creadas separadamente y, en segundo lugar, que la selección natural ha sido el principal agente del cambio». De este modo caracterizaba Darwin sus objetivos al escribir el *Origin of Species* que se publicó en noviembre de 1859. Triunfó inmediatamente con el primero, pero el segundo le llevó más tiempo. La selección natural no ha empezado a ser considerada como una fuerza importante del cambio evolutivo hasta los años treinta y actualmente existe todavía un vivo debate acerca de la naturaleza exacta de los mecanismos evolutivos.

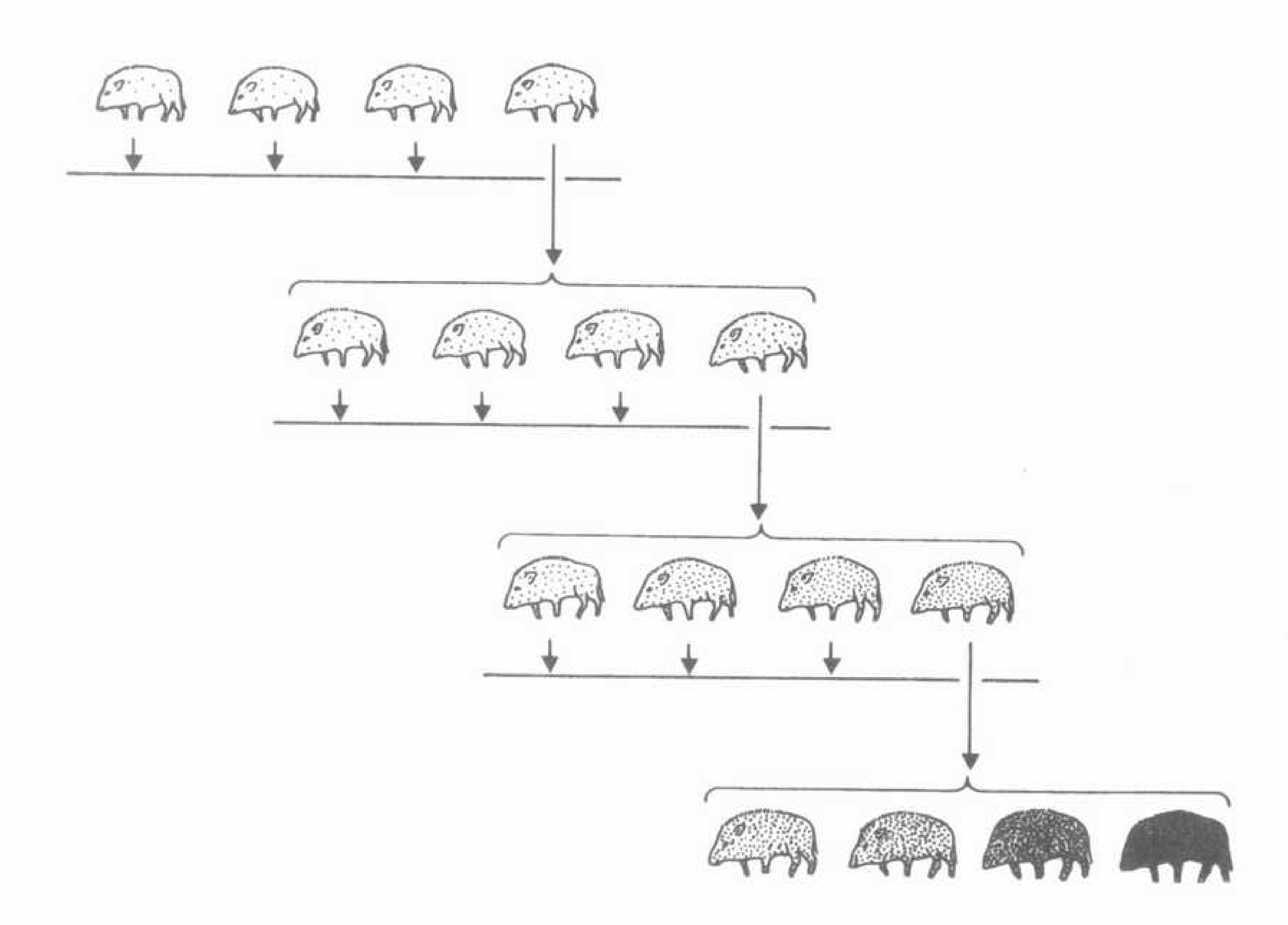
El paso desde la era predarviniana a la postdarviniana conllevó dos importantes cambios en la forma en que los biólogos contemplaban el mundo. En primer lugar, la idea de designio, que en la biología natural era considerada como una evidencia de la mano de Dios fue sustituida por el concepto de *adaptación*, los organismos se adecúan a su ambiente mediante procesos naturales. En segundo término, la idea de algún tipo de diseño en el modelo global de la naturaleza —la Gran Cadena del Ser, por ejemplo— fue sustituida por la *perspectiva histórica*, en la que dicho modelo es considerado producto de la descendencia.

El fenómeno de la adaptación es uno de los que cualquier teoría evolutiva que pretenda tener éxito debe explicar y la innovación clave de Darwin fue, en ese sentido, la teoría de la selección natural (que inventó simultáneamente con otro naturalista británico, Alfred Russell Wallace). El concepto de selección natural es simple y engloba dos pasos fundamentales: en primer lugar, dentro de una población existe variación fenotípica heredable; en se-

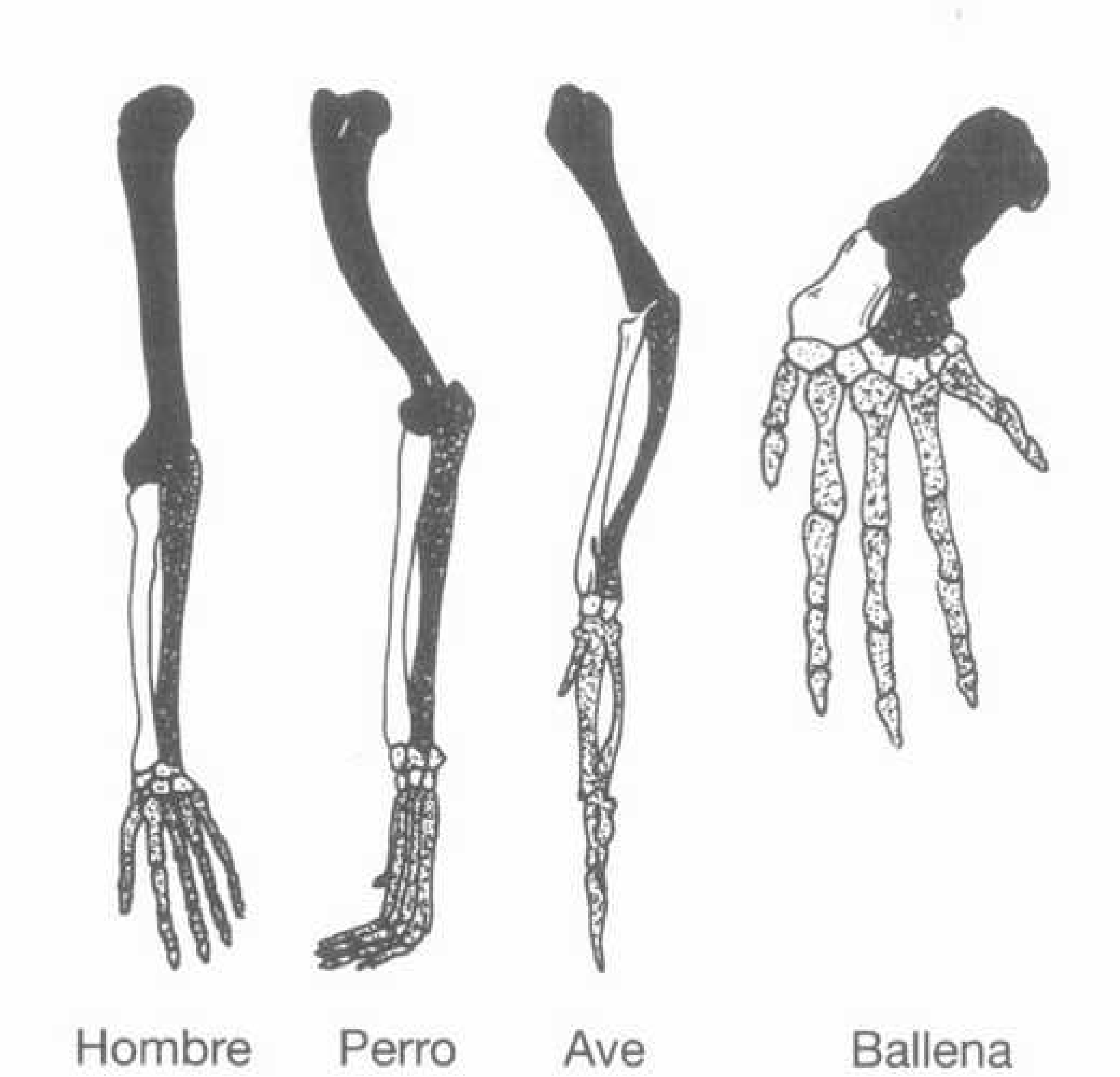
gundo término, como resultado de dicha variación se produce un diferencial de éxito reproductor.

Comoquiera que todas las especies producen más descendientes que los que eventualmente pueden sobrevivir, cualquier pequeña ventaja proporcionada por un progenitor a su descendencia como resultado de algún carácter hereditario, hará que éste vea aumentada su representación en la generación siguiente. Y así, de generación en generación, el carácter se irá expandiendo en el seno de la población, produciendo un cambio evolutivo.

Variación y selección: un proceso simple en dos etapas. Pero, la clave de la selección natural es que la fuente de la variación debe ser no direccional. Darwin consideraba la selección natural como un proceso creativo, que produce la adaptación paso a paso. Sin embargo, aquélla trabaja solamente si la fuente de variación no está dirigida por el ambiente (o por el organismo, tal como



La selección natural. Las ventajas selectivas del tamaño corporal grande y del color oscuro del pelo confieren mayores posibilidades de supervivencia y de éxito reproductivo a los individuos con esos caracteres. En consecuencia la media de la población, para tales caracteres, evoluciona —de generación en generación— hacia tamaños más grandes y pelo más oscuro.



El principio de la homología. Las relaciones de ascendencia biológica (que se muestran en distintas tonalidades) de los diversos huesos de la extremidad anterior de estos cuatro vertebrados se conoce como homología y fue uno de los argumentos de Darwin en favor de la evolución. En cambio, el ala del ave y el ala de la mariposa, aunque desempeñan la misma función, no proceden de la misma estructura: son ejemplos de analogía.

quiere el lamarckismo), de manera que la selección favorece aquellos caracteres ventajosos de entre una variación «al azar». Por el contrario, si nuevos ambientes pudieran educir variaciones favorables en una población, entonces el proceso de selección subsiguiente consistiría, simplemente, en la eliminación de lo no adecuado.

Los argumentos de Darwin en favor de la selección natural no consiguieron convencer a la mayoría de sus contemporáneos, en parte debido a que hasta el cambio de siglo no se dispuso de una teoría de la herencia adecuada: por lo que no se podía comprender muy bien la naturaleza de la variación hereditaria. Además, y no obstante, el mensaje darviniano tenía un sabor desagradable: la evolución, decía Darwin, no tiene propósito, no tiene ningún alto principio inspirador. Además parecía sugerir que la vida no presenta un carácter progresivo inherente, avanzando paso a paso hacia una mayor perfección. Tal como señala el biólogo de Harvard Stephen Jay Gould «ninguna otra concepción errónea acerca de la evolución está tan ampliamente difundida como la creencia de que inevitablemente conduce a un perfeccionamiento progresivo de la vida».

Cuando el trabajo de Gregor Mendel sobre la herencia genética fue redescubierto a comienzos de este siglo, nació la ciencia de la genética. Y con ella se puso énfasis en la fuerza de la mutación

para dirigir el cambio evolutivo, mientras que a la selección se le asignaba simplemente la eliminación de lo no adecuado.

Sin embargo, hacia los años treinta la marea intelectual fue cambiando y la esencia de la selección natural comenzó a ser apreciada. No obstante la marea tardó una década en hacerse plena, marcada finalmente por el advenimiento de la «moderna síntesis», una amalgama de genética de poblaciones, historia natural, sistemática, paleontología y morfología centrada sobre el concepto darviniano de selección natural. El neodarvinismo, tal como esta aproximación dio en llamarse, hacía hincapié en el papel de la selección sobre la variación genética, y por tanto fenotípica, dentro de la población. La competición entre los individuos de la población, tanto para la disponibilidad de los recursos como para el apareamiento, conduce a un mayor éxito reproductivo de algunas de las variantes. Como resultado, las frecuencias génicas pueden cambiar a lo largo del tiempo en el seno de la población.

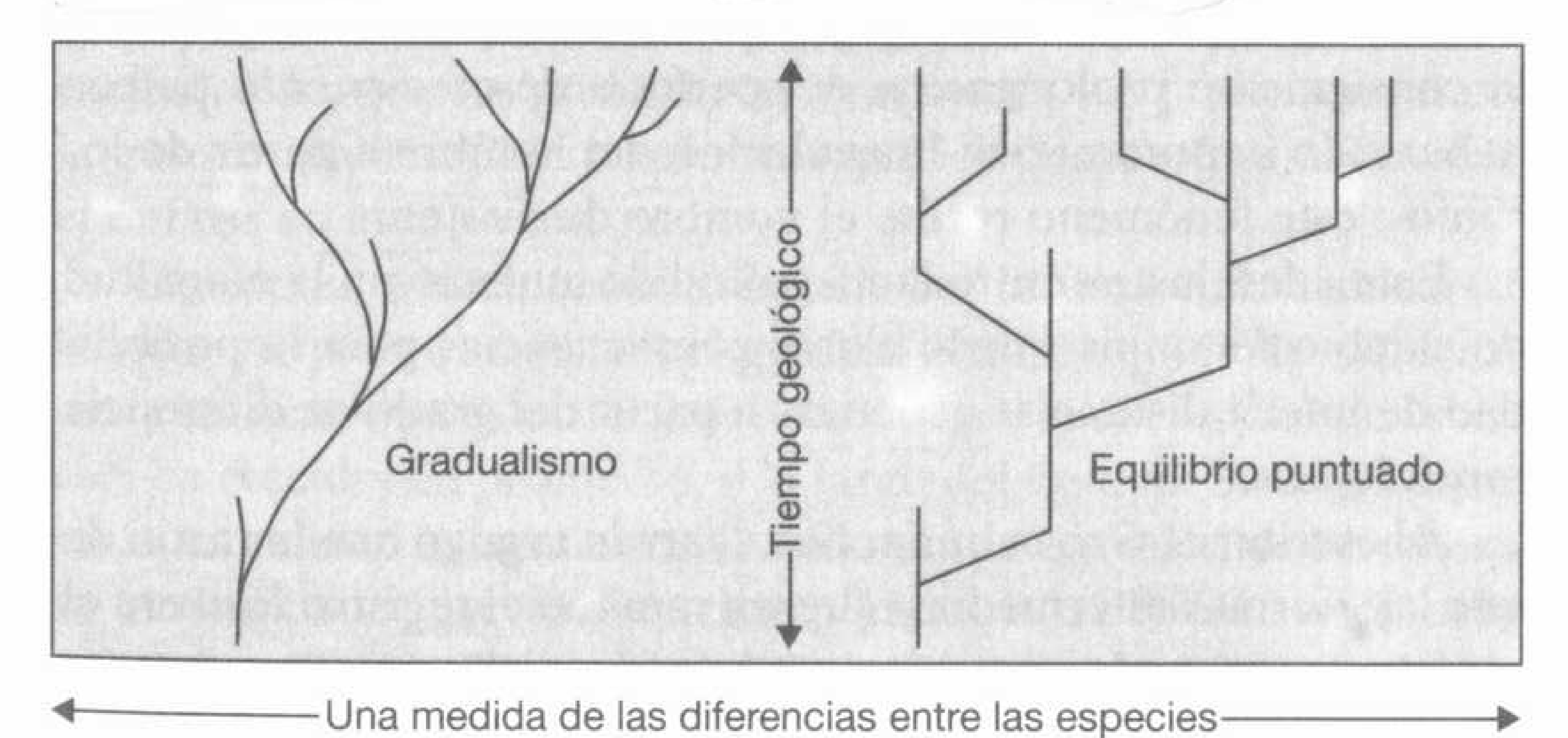
En el darvinismo la selección natural y la adaptación son percibidas como algo estrechamente unido, con particular énfasis en la naturaleza gradual del cambio así producido. En consecuencia, la literatura de la época lleva implícita la idea de que toda la evolución —incluidas las tendencias observables en el registro fósil, como por ejemplo el cambio de forma y de tamaño en el caballo— se ha producido gradualmente y que, en mayor o menor grado, cualquier aspecto de un organismo es el resultado de la adaptación. Las dudas empezaron a aparecer durante los años setenta, tanto por lo que respecta a la naturaleza gradual del cambio, como a la omnipotencia de la adaptación.

En primer lugar se descubrió que muchas poblaciones contienen más variación genética de la que podría predecirse según un seleccionismo estricto. Otros mecanismos parecían operar también incluyendo el que se ha sido denominado como evolución neutra. Además, algunos críticos argumentaban que el cambio continuo, gradual, había sido la excepción y no la regla durante largos períodos de tiempo. Los cambios, decían, se habían concentrado en breves períodos geológicos de tiempo, mientras que las especies habrían permanecido inalteradas —en estasis— durante la mayor parte de su existencia. (Los períodos de cambio podrían

medir, por ejemplo, 50.000 años, mientras que las estasis se extenderían durante 2.000.000 de años).

En consecuencia se tendió a ver las tendencias evolutivas como el resultado de la producción diferencial de especies con ciertas características y no de un cambio gradual continuo en el seno de un linaje tal como presupone el neodarvinismo. Esta manera de considerar la historia de la evolución, que ha empezado a llamarse «equilibrio puntuado» fue propuesta por primera vez, en 1972, por Niles Eldredge y Stephen Gould. Desde entonces se ha generado un vivo debate acerca de sus méritos.

Mientras los neodarvinistas más estrictos destacaban la fuerza de la selección natural para producir adaptaciones por medio de cambios graduales, los puntuacionistas enfatizaban las limitaciones del cambio. Específicamente, aún y acentuando la función fundamental de la selección natural, los puntuacionistas ponían de manifiesto que las rutas de la selección están limitadas por la morfología heredada. Tal como señaló el biólogo francés François Jacob, la evolución más bien opera como un remendón —que debe trabajar con lo que tiene, y no como lo haría un ingeniero que



Dos modos de evolución: el gradualismo y el equilibrio puntuado. El gradualismo contempla la evolución como si se produjera a partir de la acumulación uniforme de pequeños cambios durante largos períodos de tiempo. En cambio, el equilibrio puntuado imagina el cambio morfológico concentrado en «breves» explosiones de innovación, asociadas generalmente al origen de una nueva especie. La historia evolutiva es el resultado de una combinación de estos dos procesos de cambio: sin embargo, existe una considerable controversia acerca de cuál es el más importante.

pudiera partir de cero. Por otra parte, los cambios morfológicos en una parte del cuerpo a menudo producen respuestas correlacionadas en otra parte, que no tienen nada que ver con la adaptación.

Fundamentalmente, tales limitaciones tienen que ver con el reducido número de vías que puede seguir el desarrollo embrionario, tanto en términos absolutos (no hay animales con ruedas, por ejemplo) y en cada punto concreto de la historia de un linaje concreto. No es que los neodarvinistas desconocieran tales limitaciones, sino que habían quedado minusvaloradas dado el éxito intelectual alcanzado por el seleccionismo estricto.

En este mismo contexto, algo que ha quedado muy claro es que no existe una relación simple entre el cambio genético —la mutación— y el grado de cambio fenotípico que puede producir. Por ejemplo, una simple mutación de una base en el gen de la seroalbúmina puede modificar incidentalmente las condiciones físico-químicas de la sangre pero sin que ello tenga un impacto significativo sobre la adaptación. En cambio una mutación similar en el gen que afecta la temporización del programa de desarrollo embriológico puede tener consecuencias dramáticas para el organismo maduro. El enlentecimiento del desarrollo embriológico, con la consiguiente prolongación del período de crecimiento parece haber sido importante en la evolución del hombre a partir de los simios: este fenómeno recibe el nombre de neotenia.

Este «desajuste» entre la magnitud de mutación y la magnitud de cambio fenotípico tiene claras consecuencias para la posibilidad de inferir distancias genéticas a partir del grado de diferencia morfológica.

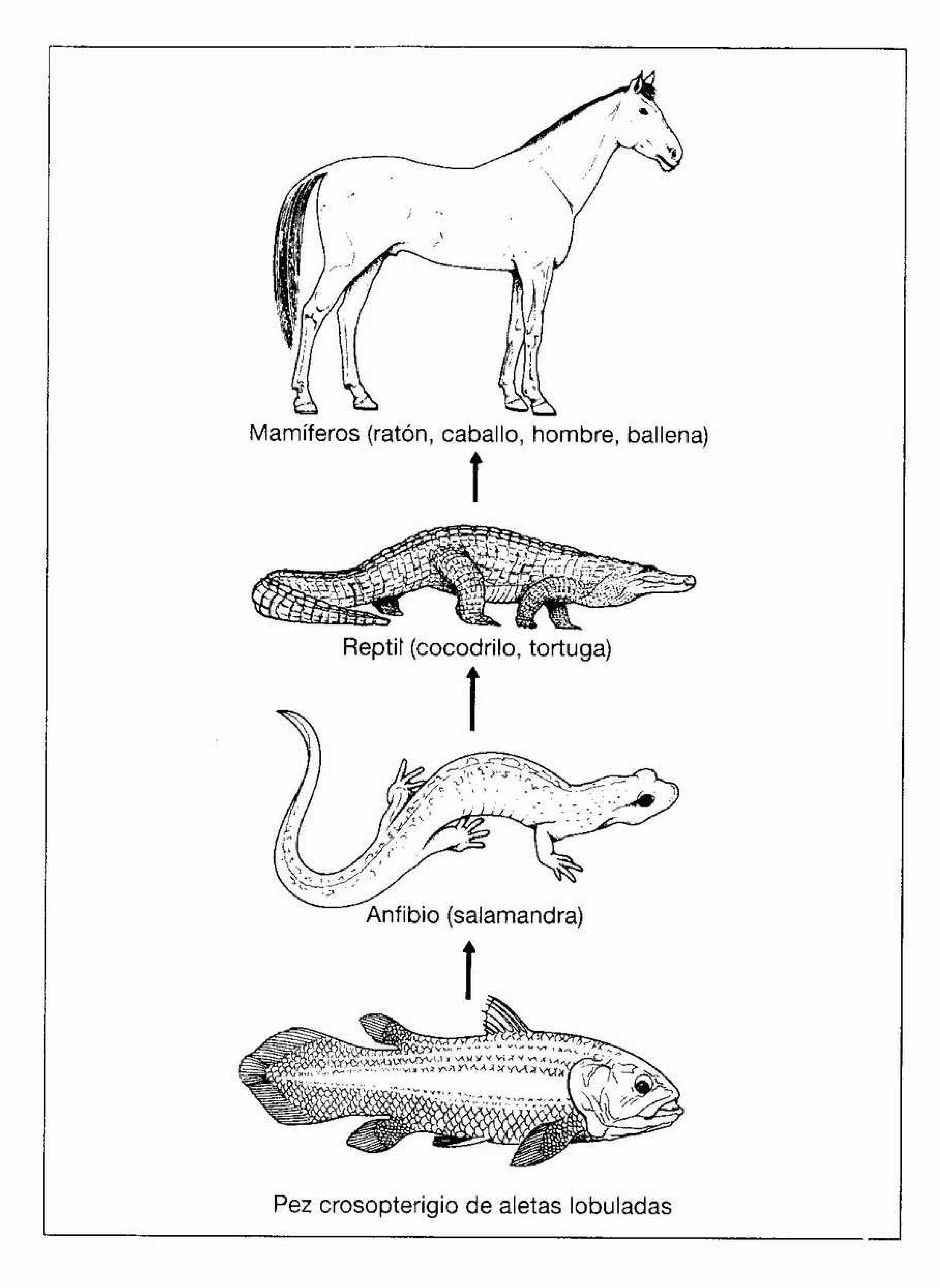
Al escribir el *Origin of Species*, Darwin arguyó que la razón de que las «formas intermedias» fueran raras en el registro fósil era el carácter extremadamente incompleto de dicho registro: breves pinceladas separadas por largos intervalos a través del tiempo. La teoría del equilibrio puntuado, sin negar el carácter incompleto de dicho registro, da otra explicación: esto es, que los cambios evolutivos están concentrados en breves períodos geológicos de tiempo y en poblaciones periféricas, pequeñas. En estas condiciones existen pocas posibilidades de que tales poblaciones se incorporen a dicho registro. En otras palabras, el modelo que presenta el registro —especies persistentes en una forma determinada que abruptamente cambian a otra— es un reflejo de la realidad, no un artefacto del propio registro fósil.

La génesis de nuevas especies es, por supuesto, una cuestión central en la teoría biológica evolutiva, con la que se relacionan otras varias cuestiones, algunas de las cuales interrelacionadas con el debate gradualismo/puntuacionismo. Una de ellas tiene que ver con el modo cómo pueden aparecer las nuevas especies, otra con las circunstancias más probables de esta génesis.

En primer lugar, por lo que respecta al modo de origen pueden distinguirse dos posibilidades; la evolución filética y la especiación. En la evolución filética, una especie al completo se va transformando gradualmente a lo largo del tiempo, haciéndose tan diferente que justifica su denominación como especie distinta, al tiempo que la especie ancestral se ha extinguido. En la especiación, en cambio, una subpoblación se separa de la población ancestral y cambia lo suficiente para transformarse en una nueva especie, mientras que la población ancestral continúa existiendo. En la especiación tiene lugar, por tanto, una ramificación, produciéndose dos especies donde antes sólo había una. De una forma esquemática puede decirse, aunque tal distinción no tiene visos de exclusividad, que los gradualistas concentran sus explicaciones en la transformación filética mientras que los puntuacionistas ponen el énfasis en la especiación.

Obviamente la especiación ha sido importante en la historia de la vida, ya que ha superado el gradual «background» de extinciones y las ocasionales extinciones «en masa»: la diversidad de especies ha crecido, en promedio, a lo largo del tiempo. Se estima que en la actualidad existen unos 30 millones de especies, de las cuales la mayoría son insectos, muchas plantas, unas 8.600 aves y sólo 4.000 mamíferos. En términos históricos esto significa alrededor del 1 por ciento de todas las especies que han existido. La «duración» típica de una especie de invertebrado es de entre 5 y 10 millones de años, mientras que la de una especie de vertebrado es, más bien, de 1 o 2 millones de años.

Las circunstancias que ejercen su influencia sobre la probabilidad de que aparezca una nueva especie son muy variadas; entre ellas se cuentan tanto características de la especie ancestral como factores ambientales.



El principio de las limitaciones históricas. En muchos aspectos la evolución es un proceso conservador. El mantenimiento de un cuerpo con cuatro miembros, durante largos períodos de tiempo y en circunstancias ambientales muy distintas, ilustra la fuerza de las limitaciones históricas. Por ejemplo, el caballo tiene cuatro patas no sólo porque es una forma muy eficaz de moverse por tierra firme, sino porque sus ancestros los peces tenían también cuatro apéndices.

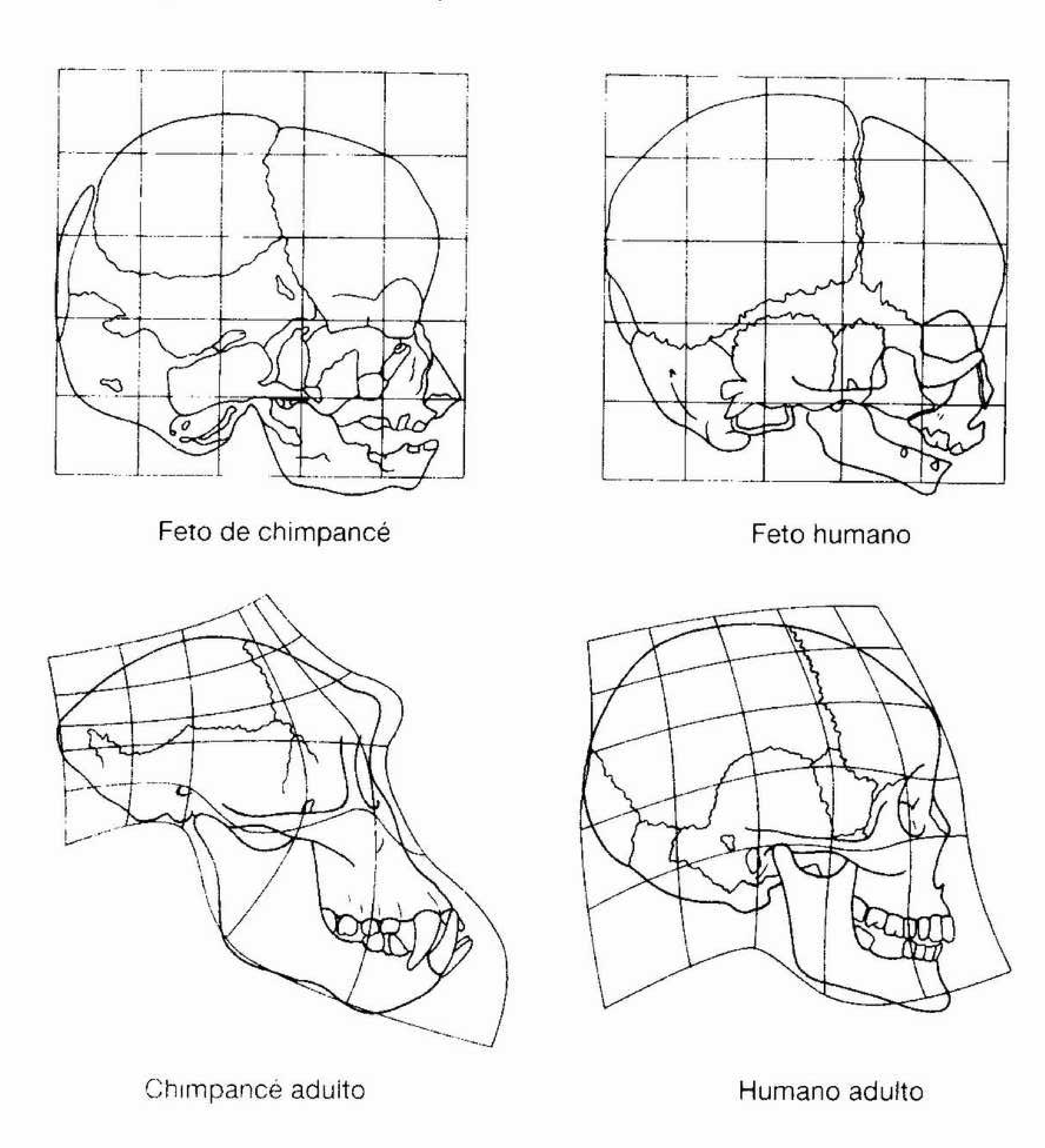
El efecto del tamaño de la población sobre el origen de las especies ha sido objeto de un largo debate entre los biólogos evolucionistas. ¿Son las poblaciones pequeñas más adecuadas para el cambio evolutivo debido a que escapan a la inercia genética que impera en las poblaciones grandes, bien asentadas? O, por el contrario, ¿tienen las poblaciones grandes más probabilidades de generar cambios evolutivos, debido a que en ellas el pool de variación genética es también mayor? Los puntuacionistas tienden a la primera de ambas explicaciones, los gradualistas a la segunda.

Nadie niega que las poblaciones pequeñas pueden dar lugar a nuevas especies, tal como sucede cuando un puñado de individuos coloniza una isla. En este caso —conocido como efecto fundador— los colonizadores poseen sólo una parte de la variación genética existente en la población original, pero debido a su aislamiento pueden experimentar cambios sorprendentemente rápidos que produzcan efectivamente una nueva especie. Elementos genéticos que pudieran estar presentes en una proporción pequeña en la población original pueden, si se encuentran entre los individuos colonizadores, devenir importantes en la población fundadora. Un efecto similar se produce, en términos de una reducción de la variación inicial seguida de nuevas reorganizaciones genéticas, cuando el tamaño de una población grande «cae» hasta unos pocos individuos, fenómeno que se conoce como cuello de botella.

Pequeñas poblaciones de especies no obstante ampliamente extendidas pueden originarse, por supuesto, de formas menos extremas como cuando un grupo de individuos quedan aislados por una barrera geográfica tal como una cadena montañosa o un río. También en este caso se presenta el mismo potencial para el cambio genético y la especiación, que recibe en este caso el nombre de especiación alopátrica. En la actualidad muchos biólogos piensan que la especiación alopátrica es más común que la especiación producida por la selección actuante sobre grandes pools de variación genética presentes en poblaciones grandes y continuas.

Un segundo factor que afecta la potencial especiación es la naturaleza de la adaptación de las especies. El registro fósil muestra que las especies que presentan requerimientos ambientales y de subsistencia muy especializados tienen mayor probabilidad de especiación que aquellas con adaptaciones más amplias. La razón es

que cualquier cambio en las condiciones ambientales imperantes pondrá probablemente a los especialistas en los límites de sus tolerancias y promoverá, por tanto, la especiación o la extinción. De forma más clara, los generalistas pueden acomodarse mucho mejor a la variación de las condiciones externas, de modo que la especiación y la extinción son para ellos más raras.



La neotenia en la evolución humana. Aunque la forma del cráneo en el feto humano y en el del chimpancé es muy similar, la lentitud del desarrollo a lo largo de la evolución humana ha dado lugar a cráneos adultos de formas muy diferentes, principalmente en la configuración de la cara y en el tamaño de la cavidad craneal. Los cambios en la forma del retículo indican la orientación del crecimiento.

Pensando en términos de evolución humana, las cuestiones relativas al tamaño de la población y al grado de adaptación se revelan de gran importancia a la hora de explicar cuantas especies de homínidos pudieron existir en un momento dado. El perfil típico de la evolución de un grupo determinado a lo largo del tiempo se asemeja más al de un «arbusto» que no al de una «escalera», siendo los ápices de las ramas lo que encontraríamos en cada rebanada de tiempo. Los homínidos y los caballos son inusuales en la naturaleza por cuanto están representados en el mundo actual por un solo género y una sola especie. El registro fósil de los caballos muestra, sin embargo, que el grupo de los caballos fue efectivamente un exuberante arbusto evolutivo. No está bien establecido todavía el grado de arbustividad en la historia humana, aunque —como hemos visto anteriormente— las percepciones de los investigadores se ven afectadas por algo más que las firmes evidencias.

Cálculos estimados en base al número de especies de primates fósiles parecen indicar que en los 5 a 10 millones de años de existencia del grupo de los homínidos, pueden haber existido por lo menos 16 especies, de las cuales sólo nueve han sido identificadas, y la mayoría de ellas son tempranas en la historia del grupo. ¿Es la diferencia —unas siete especies «desaparecidas»— el resultado de una aversión a identificar múltiples especies en las fases más avanzadas del linaje homínido? O, por el contrario, ¿existe alguna razón biológica que explique por qué los homínidos han sido un grupo inusualmente pobre en especies?

FUNDAMENTOS PARA EL ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN HUMANA

V. MÉTODOS DE DATACIÓN

Los antropólogos y los arqueólogos están interesados en conocer las relaciones biológicas entre nuestros antepasados y su conducta. Disponer de una escala de tiempo precisa es un aspecto crucial para poder reconstruir cómo han evolucionado las características anatómicas y de conducta de los primeros homínidos. La aplicación de métodos de datación fiables puede alterar radicalmente las interpretaciones acerca de las relaciones evolutivas, de la misma manera que una datación incierta puede llevar a la confusión y a conclusiones erróneas. En la actualidad existen por lo menos media docena de métodos de datación que, en su conjunto, pueden cubrir eventos desde los 1000 años hasta muchos miles de millones años, aunque con algunos lapsos frustrantes. La atención de los paleoantropólogos se centra, aproximadamente, en los últimos diez millones de años, período que incluye algunos de tales lapsos.

Los investigadores que quieren conocer la edad de unos determinados fósiles y/o artefactos de homínido tienen, en principio, dos opciones: los métodos directos y los métodos indirectos.

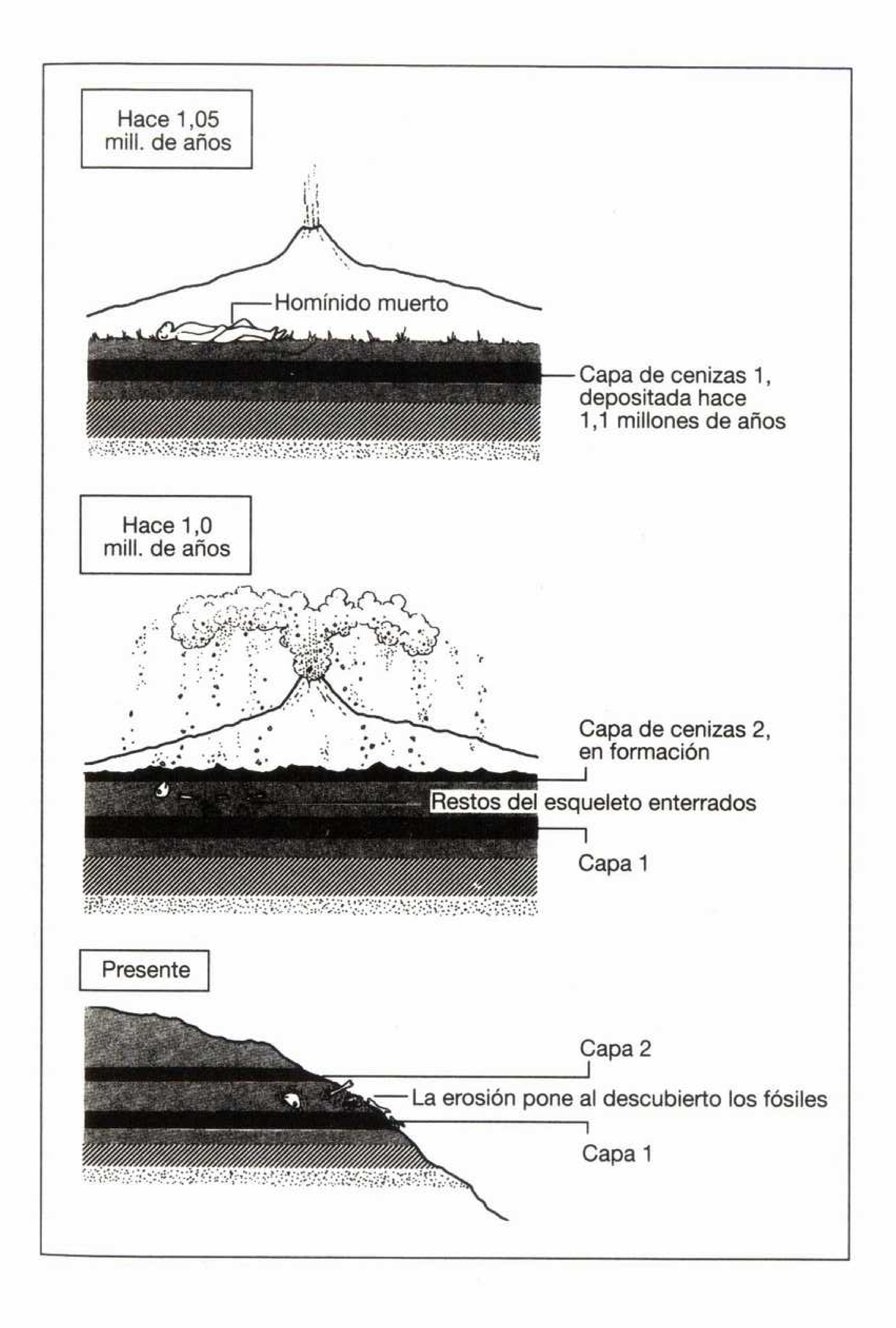
Los métodos directos permiten aplicar las técnicas de datación a los objetos mismos, lo que en definitiva puede constituir la opción preferida. Existen, sin embargo, dos tipos de problemas. En primer lugar, para la mayoría de materiales de interés no son disponibles por el momento métodos de estimación directa. Los fósiles antiguos y la mayoría de las herramientas de piedra siguen siendo inaccesibles para los métodos de datación directa. Algunos métodos, como el carbono-14 y la resonancia electrónica, pueden aplicarse directamente a los dientes o fósiles recientes y por supuesto a los pigmentos de las pinturas de abrigos y cuevas al tiempo que la datación por termoluminiscencia puede aplicarse

directamente a la cerámica antigua y al pedernal. Con todo, sin embargo, las técnicas actuales ofrecen escasas posibilidades para la datación directa. En cualquier caso, el segundo problema es que a menudo los fósiles y los artefactos son demasiado preciosos como para arriesgarse a destruir cualquier parte de ellos en el proceso de datación. (Los arqueólogos han probado a menudo de desarrollar cronologías para los artefactos basadas en el estilo de producción, tanto para las herramientas como para las imágenes de pintura y gravado. Se trata de una aproximación a la datación potencialmente engañosa por cuanto los estilos pueden variar sin relación con el paso del tiempo.)

En la práctica la utilización de métodos de datación indirectos constituye el procedimiento usual. En este caso, la antigüedad de un fósil o de un artefacto se obtiene datando algo que se halla asociado a él. Puede consistir en la datación directa de algún diente no humano fósil que se encuentre en el mismo piso estratigráfico, por medio de la resonancia electrónica, o, por ejemplo, por datación mediante la termoluminiscencia de los pedernales asociados a los fósiles humanos. Ambos sistemas han sido aplicados en los últimos años a los fósiles relacionados con el origen de los humanos modernos (capítulo XXV). Por otra parte a los fósiles o a los artefactos les puede ser atribuida una antigüedad a través de la información que se desprende del nivel evolutivo de los fósiles no humanos a ellos asociados, una técnica conocida con el nombre de correlación faunística.

El sistema de datación indirecta más común, cuando es factible, es la datación de las capas o niveles estratigráficos inmediatamente inferior y superior al objeto en cuestión. Los pisos estratigráficos se han acumulado desde el fondo hacia la superficie de modo que los inferiores son más antiguos, mientras que las capas superiores son más recientes. De acuerdo con este sistema un objeto, por ejemplo, puede ser —se dice— no más antiguo de 1,1 millones de años y no más reciente que 1 millón de años. Estas dos fechas, correspondientes a la antigüedad de lo que hay por debajo y por encima del objeto, proporcionan en consecuencia unos paréntesis entre los cuales se encuentra la fecha en la que el objeto fue incorporado al sistema estratigráfico.

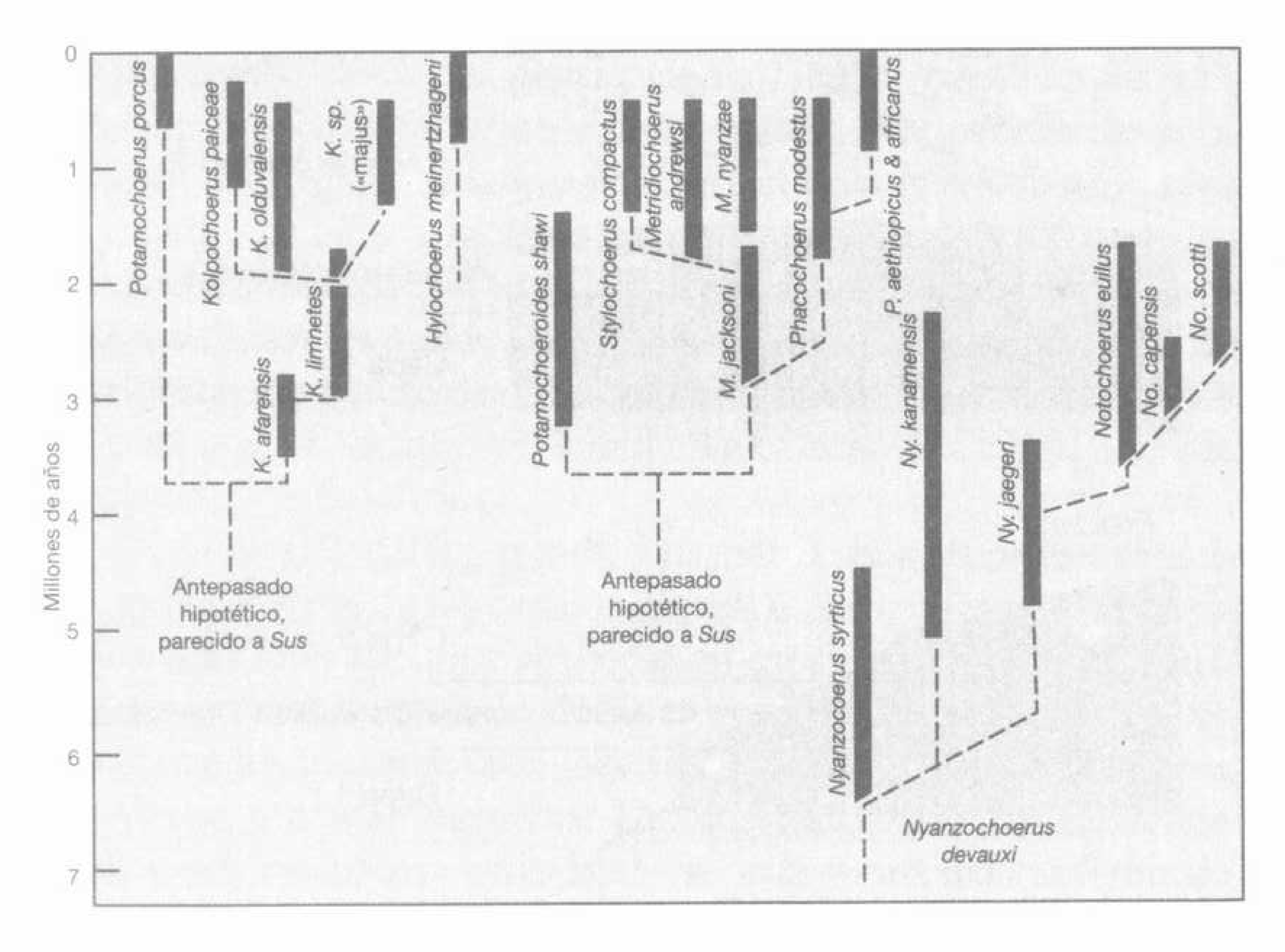
Esta unidad tratará esquemáticamente de las principales téc-



La vida y la antigüedad de un fósil. Los fósiles no pueden ser datados directamente. La datación puede conseguirse datando las capas de cenizas volcánicas que quedan justo por debajo y por encima del fósil, como en la ilustración.

nicas disponibles y de cuáles son las mejores circunstancias para su aplicación. Las técnicas pueden catalogarse en dos tipos: aquellas que proporcionan datos relativos y aquellas que los proporcionan absolutos. Las técnicas de datación relativa proporcionan información acerca de un yacimiento en cuestión por relación a lo que se sabe de otros yacimientos u otras fuentes de información. Las técnicas de datación absoluta proporcionan información mediante algún tipo de medición física de la edad del material del yacimiento en cuestión. Estas últimas técnicas, por lo general, dependen de algún aspecto de la actividad de los radioisótopos.

En primer lugar trataremos de los métodos de datación relativa, incluyendo la correlación faunística y el paleomagnetismo. Los geólogos y los paleontólogos han usado desde antiguo los fósiles como un sistema para estructurar la prehistoria. Por ejemplo, la



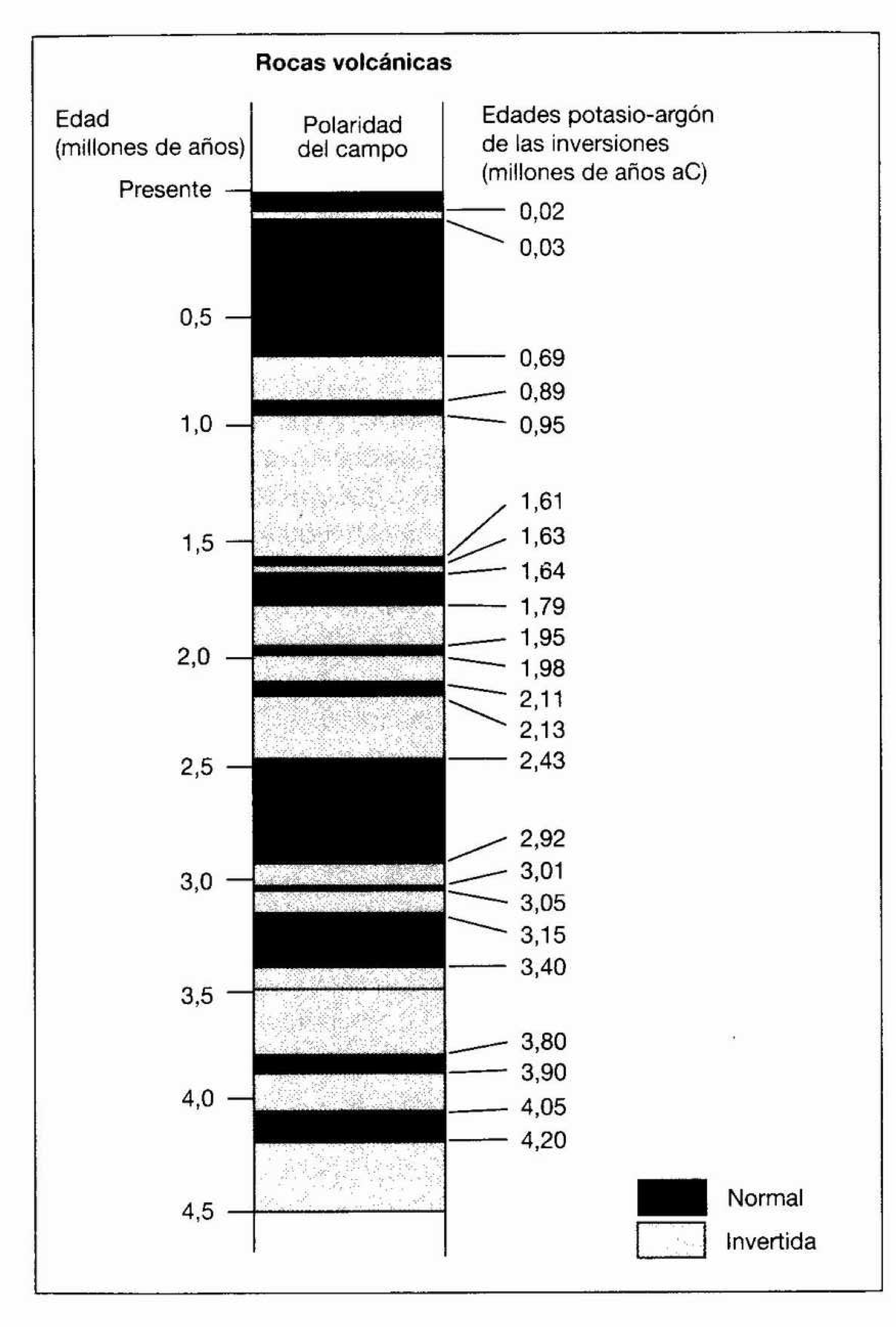
Los cerdos y la correlación faunística. Las historias evolutivas de los cerdos, los elefantes y los caballos han sido herramientas extremadamente útiles para la datación mediante la correlación faunística, en particular en Africa. Aquí se muestra la historia evolutiva de los cerdos. Los fósiles de homínidos encontrados en asociación con algún cerdo fósil conocido pueden ser datados por referencia al ritmo de su propia historia evolutiva.

escala de tiempo geológico de la historia de la vida sobre la Tierra está edificada sobre los principales cambios en las poblaciones fósiles, así como en las apariciones y desapariciones de grupos. Los arqueólogos y los antropólogos están interesados en una aproximación a una escala de tiempo menor y a menudo se interesan por los cambios evolutivos dentro de los distintos grupos. Entre las especies más importantes para los paleoantropólogos se cuentan los elefantes, los cerdos y los caballos.

El registro fósil de las mencionadas especies nos es en la actualidad conocido con algún detalle y —en el período que abarca la evolución humana— muestra, en cada caso, importantes especiaciones y extinciones así como tendencias evolutivas direccionales. El principio del método de datación es simple. Si un homínido fósil se encuentra en un nivel sedimentario que también alberga un elefante fósil del que se sabe que vivió entre hace 2 millones y 1,6 millones de años (tal como *Elephas recki atavus*), este hecho nos proporciona un intervalo para la época del homínido. Con una batería de información evolutiva procedente de los elefantes, los cerdos y los caballos la correlación faunística puede ser bastante precisa.

El principio del paleomagnetismo se basa en el hecho de que de vez en cuando el eje magnético de la Tierra se invierte. En la actualidad nos encontramos en lo que se conoce como polaridad «normal», en la que el norte magnético coincide con el norte geográfico. Durante las inversiones, que se producen cada pocos cientos de miles o de millones de años, la aguja magnética señalaría el sur. Cuando las rocas se forman, particularmente después de las erupciones volcánicas o durante la deposición de materiales finamente granulados la dirección del campo magnético queda registrada en la orientación de las partículas que contienen hierro. En la actualidad los geólogos han acumulado mucha información acerca de las polaridades pasadas y han construido un mapa que muestra las fechas de las inversiones (véase el diagrama adjunto).

Un fragmento de roca volcánica o de ciertos tipos de rocas sedimentarias procedente de un lugar determinado puede ser analizado para averiguar su polaridad. Por sí solo este hecho resultaría insuficiente para datar el yacimiento, debido a que la información relativa a si un particular nivel presenta polaridad normal o invertida permite múltiples opciones. En cambio una serie de niveles



La datación paleomagnética. Las inversiones ocasionales de la dirección del campo magnético terrestre quedan reflejadas en las rocas que contienen hierro en el momento de su formación. La escala de la ilustración representa las principales inversiones, las cuales pueden ayudar a la datación de los yacimientos.

que correspondan a una sección lo suficientemente amplia del modelo global es a menudo suficiente para proporcionar datos más seguros. Sin embargo, la datación paleomagnética es por lo general bastante imprecisa y es usada en combinación con otros métodos, en particular con los sistemas de datación radiométricos.

En principio tanto la correlación faunística como la datación paleomagnética pueden ser aplicados hasta por lo menos el Cámbrico, con una antigüedad de 500 millones de años, hasta donde algún método de datación absoluta ha permitido su calibrado. En cualquier caso, ambos son altamente adecuados para el período que comprende la evolución humana.

La mayoría de los métodos de datación absoluta son radiométricos, es decir se trata de métodos que explotan algún aspecto de la desintegración radiactiva. Todos estos métodos tienen los mismos dos principios. En primer lugar, alguna acción pone un «reloj» a cero, como el calentamiento que experimentan las rocas durante una erupción volcánica o el hecho de quedar enterrado. En segundo lugar, una vez el reloj ha sido puesto a cero, las consecuencias de algún tipo de desintegración radiactiva se han ido acumulando gradualmente, en lo que constituye un registro del paso del tiempo.

La técnica radiométrica más importante aplicada a la paleoantropología es la datación por radio-potasio (potasio/argón). Esta técnica se basa en el hecho de que el isótopo radiactivo del potasio, el potasio-40, que constituye más del 0,01 por ciento de todo el potasio naturalmente existente se desintegra lentamente en argón-40, un gas inerte. Las rocas que contienen potasio, como las rocas volcánicas, acumulan lentamente argón-40 en sus redes cristalinas. Las altas temperaturas alcanzadas durante las erupciones volcánicas expulsan todo el argón (y los demás gases) del mineral, con lo que el reloj se pone a cero —en la fecha de la erupción. A medida que el tiempo pasa, aumenta el argón-40 presente y la cantidad que alberga una particular roca depende de la concentración inicial de potasio y del tiempo transcurrido desde la erupción.

Un fósil o un artefacto de homínido que se encuentre intercalado entre dos capas de ceniza volcánica, conocidas como tobas volcánicas, puede en consecuencia ser datado. Para ello se toman muestras de las cenizas, se miden los niveles de argón-40 y se de-

termina la época de deposición de las capas. De forma indirecta el fósil es determinado también.

La primera aplicación importante de la técnica del potasio-argón en paleoantropología fue realizada en 1960 en los depósitos de cenizas volcánicas de la garganta de Olduvai, donde en 1959 Mary Leakey encontró el famoso fósil de *Zinjanthropus*, el primer homínido temprano descubierto en el Este de África. La fecha obtenida para el fósil —1,75 millones de años— fue el doble de la inferida por métodos indirectos. Tanto el descubrimiento del fósil en sí, como la aplicación de la técnica de datación constituyeron dos importantes hitos de la paleoantropología.

Desde aquella época se han producido dos importantes avances en las técnicas de datación con radio-potasio. El primero, desarrollado en los años sesenta, permite tomar las medidas en una única muestra y no en dos muestras distintas (una para medir el potasio, otra para medir el argón-40). En primer lugar se irradia la roca con neutrones, que transforman el isótopo estable del potasio, potasio-39, en argón-39; a continuación cuando la muestra es calentada, los dos isótopos del argón, 39 y 40, son liberados a la vez y pueden ser medidos simultáneamente en un cromatógrafo de gases. El nivel de potasio-39 es una medida vicaria del potasio original de la roca, mientras que el argón-40 es una medida de la desintegración del potasio-40 desde que la roca fue expulsada del volcán. Esta técnica se denomina de datación argón-39/argón-40.

El segundo avance, desarrollado durante los años ochenta, permite aplicar la técnica a cristales individuales tomados de la ceniza volcánica, en comparación con los varios gramos de muestra que exigía la técnica convencional. Las ventajas de la nueva técnica, denominada de fusión láser de un simple cristal, incluyen el poder evitar el omnipresente problema de la contaminación por otras rocas, que puede conducir a resultados erróneos. Las rocas más recientes que pueden ser datadas con las técnicas de radio-potasio son las de alrededor de 0,5 millones de años de antigüedad (las rocas más jóvenes que éstas contienen demasiado poco argón-40 como para que pueda ser medido de forma adecuada). No existe un límite superior efectivo.

La segunda técnica radiométrica es la datación por trazas de fisión, a menudo utilizada en combinación con los métodos del radio-potasio. El vidrio que se encuentra en la naturaleza contiene a menudo el isótopo del uranio, uranio-238 que se desintegra por medio de una energética fisión. Este acontecimiento deja una pequeña marca por calcinamiento en el cristal que constituye el tic-tac del reloj. También en este caso el reloj se pone a cero durante la erupción volcánica que borra las antiguas huellas. Cuanto más tiempo haya transcurrido después de la erupción más huellas se habrán acumulado, dependiendo de la concentración de uranio en el vidrio. La preparación del vidrio para la aplicación de esta técnica resulta tediosa y el contaje de las huellas no siempre es posible. En principio esta técnica puede aplicarse a rocas que tengan solamente unos miles de años de antigüedad, pero en la práctica cuanto más antiguo es el material más factible es el procedimiento de contaje.

Tanto las técnicas del radio-potasio como las de trazas de fisión dependen principalmente de las rocas volcánicas. En el África del Este, donde se encuentran muchos yacimientos de homínidos tempranos la actividad volcánica ha sido común a lo largo del período de la evolución humana. En la actualidad se dispone de detalladas cronologías de muchos depósitos volcánicos relacionados con importantes yacimientos fósiles como los de las regiones de Hadar y Omo, en Etiopía, Koobi Fora, en Kenya, y garganta de Olduvai, en Tanzania. Además, Frank Browmn, de la Universidad de Utah, ha desarrollado un sensible método de huella química para identificar las tobas volcánicas. Algunas erupciones abarcan centenares o miles de kilómetros cuadrados. Brown ha podido identificar que depósitos de cenizas de un yacimiento determinado habían sido producidos por la misma erupción volcánica que los depósitos de cenizas de otro yacimiento. En la actualidad es posible establecer detalladas correlaciones de cronologías entre los yacimientos. Por el contrario, en Eurasia los episodios volcánicos han sido mucho menos comunes a lo largo de la ocupación humana y en consecuencia estas técnicas han encontrado una menor aplicación.

Dos técnicas relativamente nuevas se basan en el principio de que los electrones quedan atrapados en áreas de las redes cristalinas de las sustancias irradiadas por el uranio, el torio y el radio-potasio que se encuentran espontáneamente en la naturaleza. Tales técnicas son la termoluminiscencia y la resonancia electrónica. Los materiales calentados pierden sus bolsas de electrones atrapa-

dos, con lo que el reloj se pone a cero. Una vez enterrado y expuesto a los radioisótopos naturales comienza el proceso que representa en tic-tac del reloj. La cerámica cocida o el pedernal quemado son buenos candidatos para esta técnica. Cuando los artefactos son desenterrados, el calentamiento liberará los electrones, que producirán la emisión de luz, la cual será detectada por instrumentos sensibles, esta es la técnica de la termoluminiscencia. La resonancia de spin electrónica detecta los electrones atrapados *in situ*, sin calentar. La técnica de resonancia electrónica puede ser aplicada al esmalte dentario, pero no, por el momento, al hueso. En principio las técnicas de termoluminiscencia y de resonancia electrónica pueden cubrir antigüedades entre unos pocos miles de años y 1 millón de años.

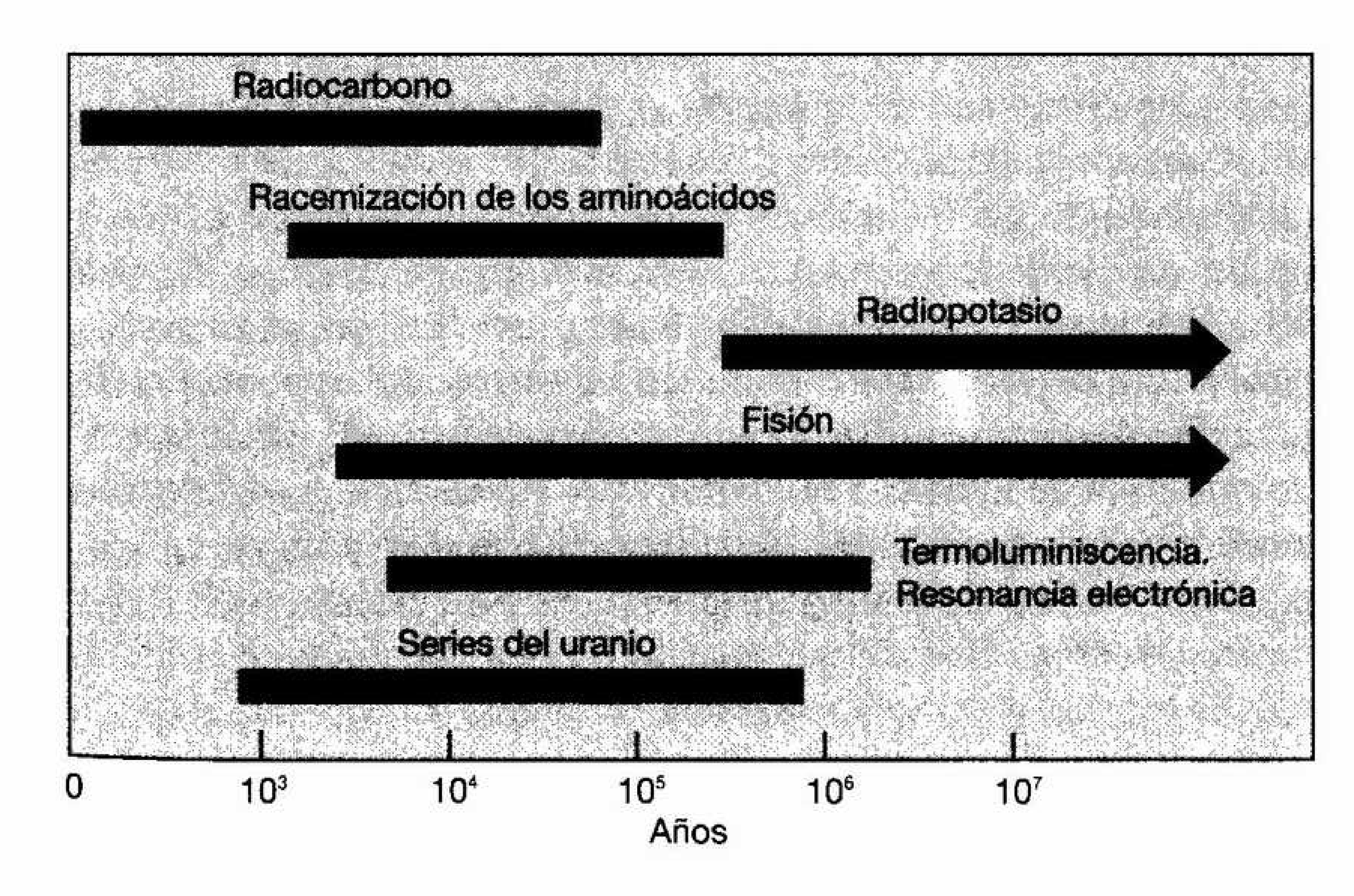
Recientemente estas técnicas fueron aplicadas para datar los fósiles de Neanderthal y de humanos modernos de Oriente Medio. Los resultados mostraron que los humanos modernos tenían una antigüedad de por lo menos 100.000 años y no de 50.000 años tal como se había inferido mediante otras técnicas. Hasta la obtención de estos resultados muchos creían que los neandertales de la región, datados sobre los 60.000 años de antigüedad, fueron antepasados de los humanos modernos. Los nuevos datos revelaron que no podía ser así ya que los individuos modernos eran más antiguos que los neandertales (capítulo XXV). La situación devenía por tanto más complicada, pero los desarrollos y la reformulación subsecuente de las teorías revela cuán importantes son los datos precisos para obtener interpretaciones correctas.

La datación por radiocarbono es la mejor conocida de todas las técnicas radiométricas, pero debido a su poco alcance en el tiempo es de uso limitado en paleoantropología. La mayor parte del dióxido de carbono atmosférico contiene el isótopo estable, carbono-12. Una pequeña parte es carbono-14, un isótopo radiactivo que se desintegra de forma relativamente rápida. Comoquiera que las plantas incorporan carbono en sus tejidos, la proporción de los dos isótopos en dichos tejidos es la misma que en la atmósfera. Lo mismo puede decirse de los tejidos animales que están de hecho construidos a partir de los vegetales. Cuando un organismo muere, sin embargo, el equilibrio entre los dos isótopos en el aire y en los tejidos empieza a alterarse, debido a que el carbono-14 que continúa desintegrándose no es reemplazado. A medida que pasa

el tiempo, la proporción de carbono-14 en relación con el carbono-12 se hace más y más pequeña, lo cual constituye la base del reloj. Los investigadores pueden medir las proporciones de los dos isótopos en los tejidos de un organismo y calcular cuándo murió.

Brillante en teoría, la técnica está sin embargo repleta de variables que reducen su aplicabilidad. En principio cualquier material orgánico puede ser datado mediante la técnica del carbono-14, pero en la práctica muchos tejidos se descomponen demasiado rápidamente como para poder ser analizados eficazmente. El material preferido para la datación con esta técnica es el carbón de leña, que se encuentra en los pigmentos utilizados en las pinturas rupestres en Europa y en los Estados Unidos. En Australia las pinturas rupestres han sido datadas recientemente a partir de la sangre que formaba parte del pigmento.

La contaminación puede constituir un serio problema para la datación por radiocarbono (una pequeña cantidad de material joven basta para reducir sustancialmente la edad aparente de un material más antiguo). Con la reciente aplicación de la espectrometría de aceleración de masas para incrementar la sensibili-



La gama de los métodos de datación.

dad de la medición con carbono-14 el abanico de utilidad de esta técnica puede ir desde unos pocos centenares de años a quizá 60.000 años o un poco más.

Otros métodos de datación absoluta son la técnica de las series del uranio, que depende de la desintegración de los radioisótopos uranio-238, uranio-235 y torio-232, los cuales se desintegran finalmente en isótopos estables de plomo, y la racemización de los aminoácidos que depende de la lenta transformación de la conformación de las moléculas de aminoácidos utilizadas por los organismos (formas L-) en mezclas no vivas (formas D- y formas L-). Ninguna de las dos es tan poderosa o tan aplicable a la paleoantropología como las otras técnicas de datación absoluta.

La gama de técnicas de datación a disposición de los paleoantropólogos cubre en principio los últimos cinco millones de años (el período de interés) completamente. En la práctica los diferentes niveles de fiabilidad generan un lapso entre el final de la utilización del radiocarbono (≥ a 60.000 años de antigüedad) y el inicio de la datación por radiopotasio (0,5 millones de años de antigüedad). Además, muchos yacimientos fósiles y arqueológicos de importancia carecen de materiales adecuados para la datación o se encuentran inmersos en una estratigrafía demasiado difícil de desentrañar, o ambas cosas a la vez. Los yacimientos en cuevas en África del Sur constituyen ejemplos de este segundo caso.

A menos que los fósiles o los artefactos sean recuperados directamente de los sedimentos en que fueron enterrados bastante pronto después de su muerte, ni la más segura datación de una toba volcánica puede ser utilizada con toda certeza para su datación. Un objeto yacente sobre la superficie del terreno puede proceder de yacimientos sedimentarios bien distintos. Un desarrollo que trata de ayudar a solventar estos problemas es el más fino análisis físico y químico de la matriz mineral que, por acrecencia, puede presentar el fósil o el artefacto. En este caso es posible, en ocasiones, identificar de qué estrato procede el objeto, y si dicho estrato existe en dicho yacimiento.

Los problemas que los paleoantropólogos deben afrontar para obtener dataciones seguras de los objetos importantes que conforman el registro prehistórico se harán aparentes a lo largo de las páginas de este libro, con la frecuente letanía «de edad incierta».

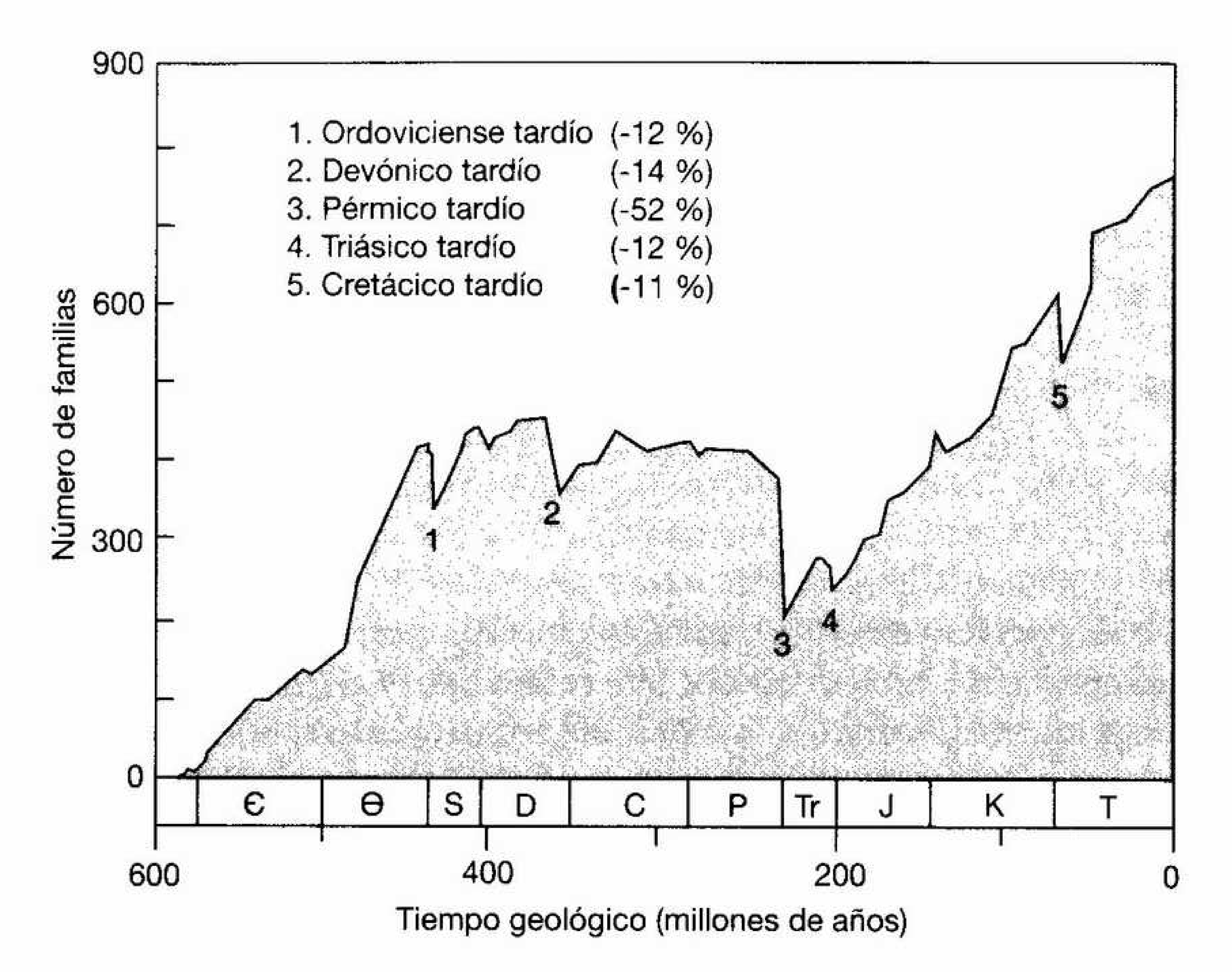
VI. GEOLOGÍA Y CLIMA: EL TELÓN DE FONDO DE LA EVOLUCIÓN

«Es probablemente razonable concluir que, a no ser por los cambios ambientales debidos a la temperatura en los hábitats de los primeros homínidos, hubiéramos permanecido más seguros en alguna cálida y hospitalaria selva, como en las antiguas del Mioceno, y seguiríamos en los árboles». Esta especulación, formulada en 1981 por C.K. Brain, del Transvaal Museum de Pretoria, en África del Sur, encierra la noción de que el ambiente —particularmente los cambios ambientales— han constituido una importante fuerza conductora de la evolución humana.

Las observaciones de Brain fueron hechas, en parte, en el seno de la obra de Elisabeth Vrba, también en el Transvaal Museum, y ambos auspiciaron esfuerzos para verificar tal idea. Los geólogos, los climatólogos y los paleontólogos han combinado sus conjuntos de datos y están empezando a ver cómo de ellos emerge un modelo distinto. Brevemente, el modelo indica que los episodios de significativos enfriamientos globales pueden haber ido acompañados de pulsos de extinciones y especiaciones en las biotas mundiales. Y parece ser que la de los homínidos puede acomodarse con este modelo de evolución.

El neodarvinismo siempre había considerado el ambiente como algo central para el cambio evolutivo: ambientes distintos demandan adaptaciones distintas. El ambiente de una especie es básicamente de dos clases: de una parte el mundo físico y los recursos que presenta, y, por otro lado, las otras especies que interactúan con ella, especialmente aquellas con las que compite en la «lucha por la existencia» (según frase de Darwin).

Algunos biólogos evolucionistas arguyen que incluso en au-



Carácter episódico de la historia de la vida. Desde el origen de los organismos pluricelulares en el Precámbrico tardío, la historia de la vida ha registrado un aumento constante de la diversidad, según se constata aquí por medio de un incremento en el tiempo del número de familias de vertebrados e invertebrados marinos. Sin embargo, interrumpiendo este ascenso ha habido una serie de extinciones en masa que redujeron la diversidad (numeradas de 1 a 5) en la magnitud que se indica entre paréntesis. A cada extinción siguió una rápida irradiación de nuevos organismos. (Por cortesía de David Raup.)

sencia de cambio en el ambiente físico, las especies podrían evolucionar constantemente, como consecuencia de la competencia con otras especies. Efectivamente, la hipótesis de la Reina Roja, tal como este punto de vista ha sido denominado por Leigh Van Valen, de la Universidad de Chicago, argumenta que la competición interespecífica es la principal fuerza conductora de la evolución. En general, sin embargo, la mayoría de los investigadores consideran el ambiente físico como una importante —sino la principal— fuerza iniciadora del cambio evolutivo.

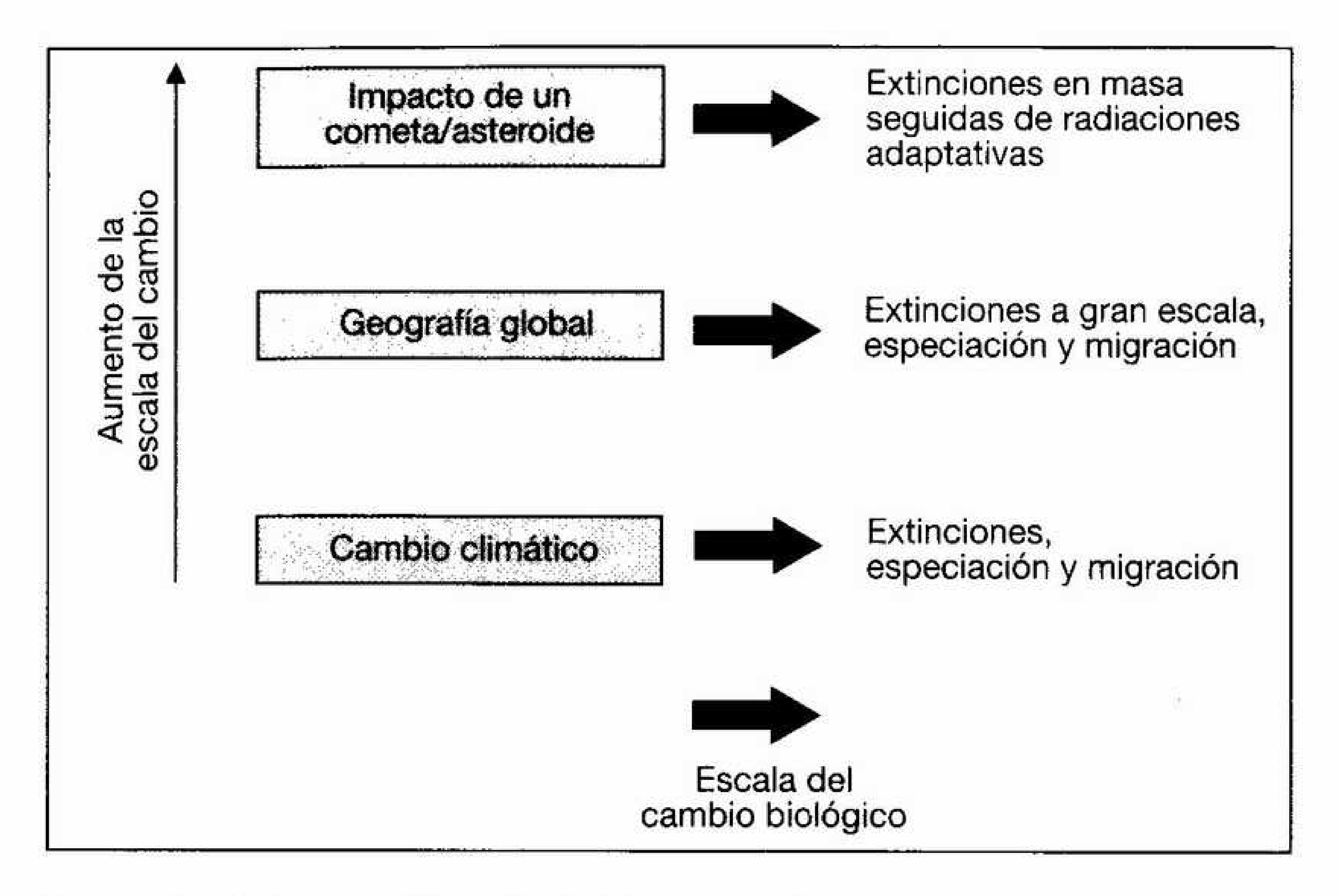
Los cambios en el ambiente físico han influido sobre la historia de la vida en por lo menos tres niveles de distinta escala, en algunos casos interconectados: extraterrestre, de geografía global y de clima local.

Los geólogos saben desde antiguo que la historia de la Tierra está jalonada de extinciones en masa, la mayor de las cuales fue la extinción del Pérmico, hace 220 millones de años, cuando aparentemente desaparecieron alrededor del 95 por ciento de todas las especies existentes. Actualmente sabemos de cinco de tales mortandades en masa, además de una serie de otras de envergadura algo menor, que —de acuerdo con algunos autores— ocurrirían regularmente, a intervalos de unos 27 millones de años, habiendo tenido lugar la última hace 13 millones de años. Sin embargo, la hipótesis de las extinciones periódicas sigue suscitando una gran controversia.

En los últimos años la comunidad científica se ha tomado muy en serio la sugerencia de que la extinción del Cretácico/Terciario, hace 65 millones de años —la que puso fin a la era de los dinosaurios— pudiera haber sido causada por el impacto de un cometa o de un asteroide con la Tierra. Y algunos de aquellos investigadores que aceptan la noción de las extinciones periódicas han sugerido que su causa sería la colisión periódica de la Tierra con cometas o asteroides.

Cualquiera que sea la causa de las extinciones en masa, sus efectos son devastadores. Grupos enteros pueden ser barridos o muy reducidos en su diversidad. Después de un evento de extinción las biotas rebrotan, numerosos grupos producen vigorosas radiaciones adaptativas; la de los mamíferos, después de la extinción del Cretácico/Terciario constituye un buen ejemplo. Sin lugar a dudas, el perfil del nuevo rebrote y la subsecuente historia de la vida depende de cuales son los linajes que sobreviven. El impacto de las extinciones en masa parece tan grande que, excepto para determinadas características como el grado de distribución geográfica, la supervivencia de los linajes es en buena parte una cuestión de buena suerte. Es bueno recordar que la extinción del Cretácico/Terciario supuso el final de numerosos mamíferos placentarios. Los primates se encontraban casualmente entre aquellos que sobrevivieron.

En el siguiente nivel de la escala se encuentra la tectónica, el movimiento constante de las aproximadamente doce placas mayo-



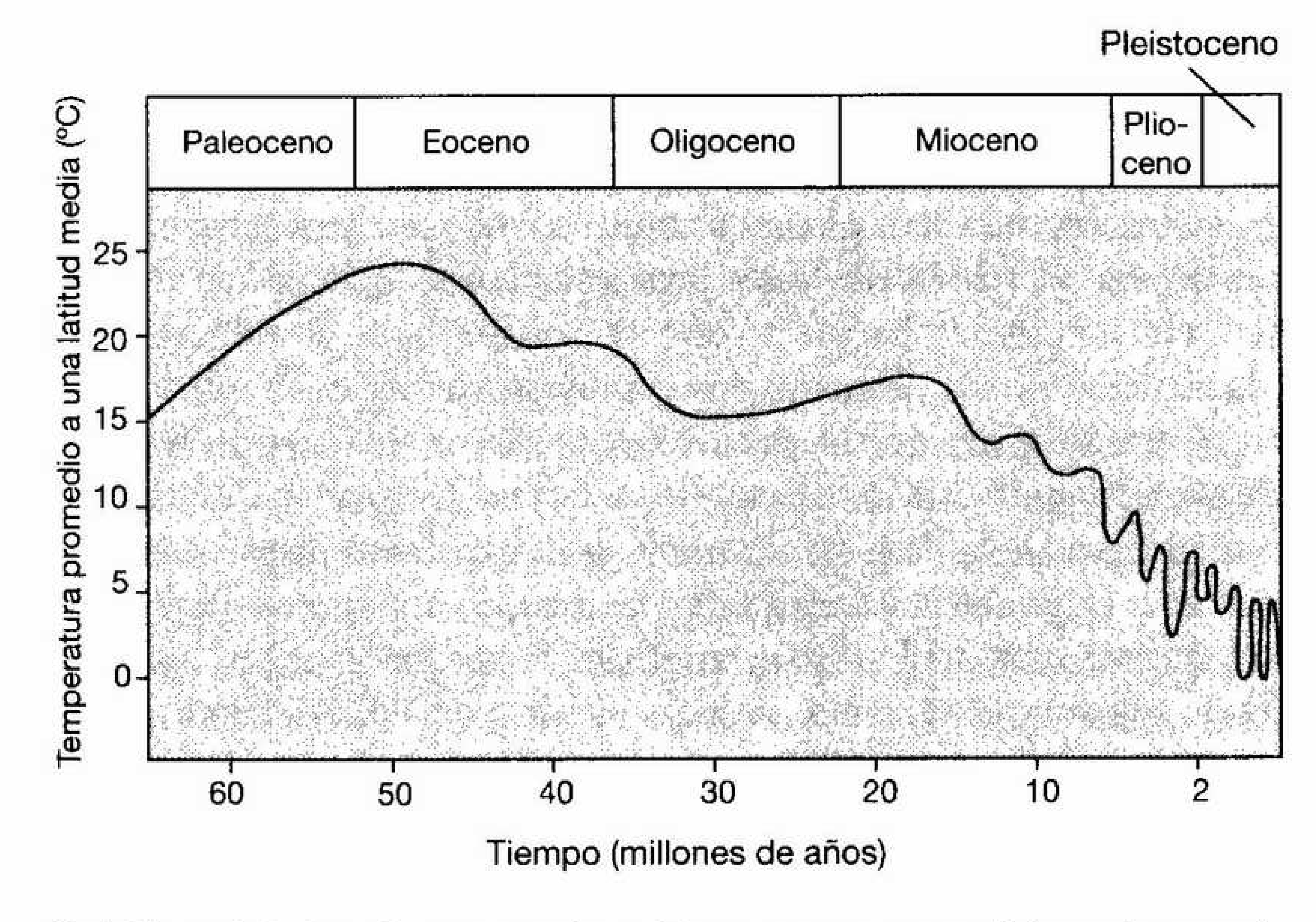
La escala de los cambios. Los hábitats pueden verse alterados por cambios externos, bien directamente a través del clima o menos directamente por medio de la geografía y de acontecimientos catastróficos como el impacto de un cometa o asteroide. La respuesta más común al cambio en el hábitat es la migración, en la que las especies de plantas y animales siguen su clima preferido: en situaciones de enfriamiento las migraciones, en el hemisferio norte, se dirigen hacia el sur, mientras que en situaciones de calentamiento, las migraciones se dirigen hacia el norte. Cuando la fragmentación del hábitat impide la migración, las especies pueden extinguirse o sufrir un proceso de especiación.

res de que se compone la corteza de la Tierra y sobre las cuales cabalgan los continentes. Los biotas que antaño estuvieron unidos se separan mientras que biotas previamente independientes pueden unirse.

Por ejemplo, los monos del Viejo Mundo y los monos del Nuevo Mundo derivan de una cepa común que ha seguido sin embargo perfiles evolutivos distintos desde que quedaron separados, en América del Sur y en África, hace unos 60 millones de años. El conjunto de mamíferos marsupiales de Australia evolucionó aisladamente de los mamíferos placentarios, debido a que el continente insular perdió contacto con las tierras continentales del Viejo Mundo hace más de 50 millones de años, antes de que pudiera ser invadido por los mamíferos placentarios.

Por el contrario, cuando las dos Américas se juntaron, hace unos 3 millones de años se produjo un masivo intercambio de biotas que habían evolucionado separadamente durante decenas de millones de años. Las especies indias y las especies asiáticas migraron unas hacia los territorios de las otras cuando ambos continentes se unieron hace unos 45 millones de años. El continuado movimiento de la India hacia el norte causó eventualmente la elevación de la masiva cordillera del Himalaya produciendo posteriores modificaciones geográficas y climáticas a gran escala. África y Eurasia intercambiaron especies cuando sus masas de tierra continentales entraron en contacto hace unos 18 millones de años, contándose los simios entre aquellas especies que emprendieron el viaje del sur hacia el norte.

Dondequiera que masas continentales quedaron aisladas



Cambios globales de temperatura. Por razones no completamente conocidas, la temperatura global media ha disminuido durante los últimos 50 millones de años. Aunque probablemente el hielo polar se empezó a formar hace como mucho 30 millones de años, ha sido un importante modulador del clima global sólo en los últimos 10 millones de años y muy especialmente en los últimos 5 millones. Las fluctuaciones de la temperatura ejercen un importante impacto sobre la migración y la fragmentación de hábitats.

como resultado de la tectónica de placas, el ambiente —y por tanto el destino evolutivo— de las especies indígenas se vio afectado simplemente por el hecho del aislamiento. Más dramático aún ha sido el efecto que ha tenido la unión de tierras previamente separadas, ya que ello produce una combinación de nuevas oportunidades y el azar de nuevas competencias entre biotas. Algunos grupos se han diversificado en estas circunstancias, como ha ocurrido con los simios cuando se han expandido fuera de África, mientras que otros han sucumbido y se han extinguido, destino que corrieron muchos mamíferos suramericanos durante el gran intercambio entre las Américas.

Además de influir la evolución por la deriva de las masas continentales, la tectónica de placas puede modificar también el ambiente en el interior de los continentes, un ejemplo fundamental de lo cual ocurrió en África. Dicho gráficamente, hace 20 millones de años el continente estaba cubierto, de poniente hasta levante, de selva tropical. En la actualidad, sin embargo, el Este de África es un mosaico mezcla de sabana y bosque abierto separado de las remanentes selvas del oeste por el Gran Rift Valley.

El margen de una placa tectónica menor se desplaza de sur a norte bajo el África del Este, la primera consecuencia de lo cual fue un «acumulamiento» —que se inició hace 15 millones de años— que produjo tremendos promontorios de lava que alcanzaron los 1000 metros de altitud, con centro en la zona de Nairobi en Kenya, y de Addis Abeba, en Etiopía. Entonces, debilitadas por la separación de las placas, las rocas continentales se colapsaron a lo largo de una larga falla vertical, que serpentea miles de kilómetros desde Tanzania, en el sur, hasta Etiopía, en el norte. Todo ello tuvo el efecto de colocar la parte oriental del continente en una sombra pluviométrica, que en consecuencia alteró profundamente la vegetación. Estos procesos tectónicos se vieron acompañados por episodios de enfriamiento global que acentuaron la sustitución de la selva por otros ambientes más abiertos.

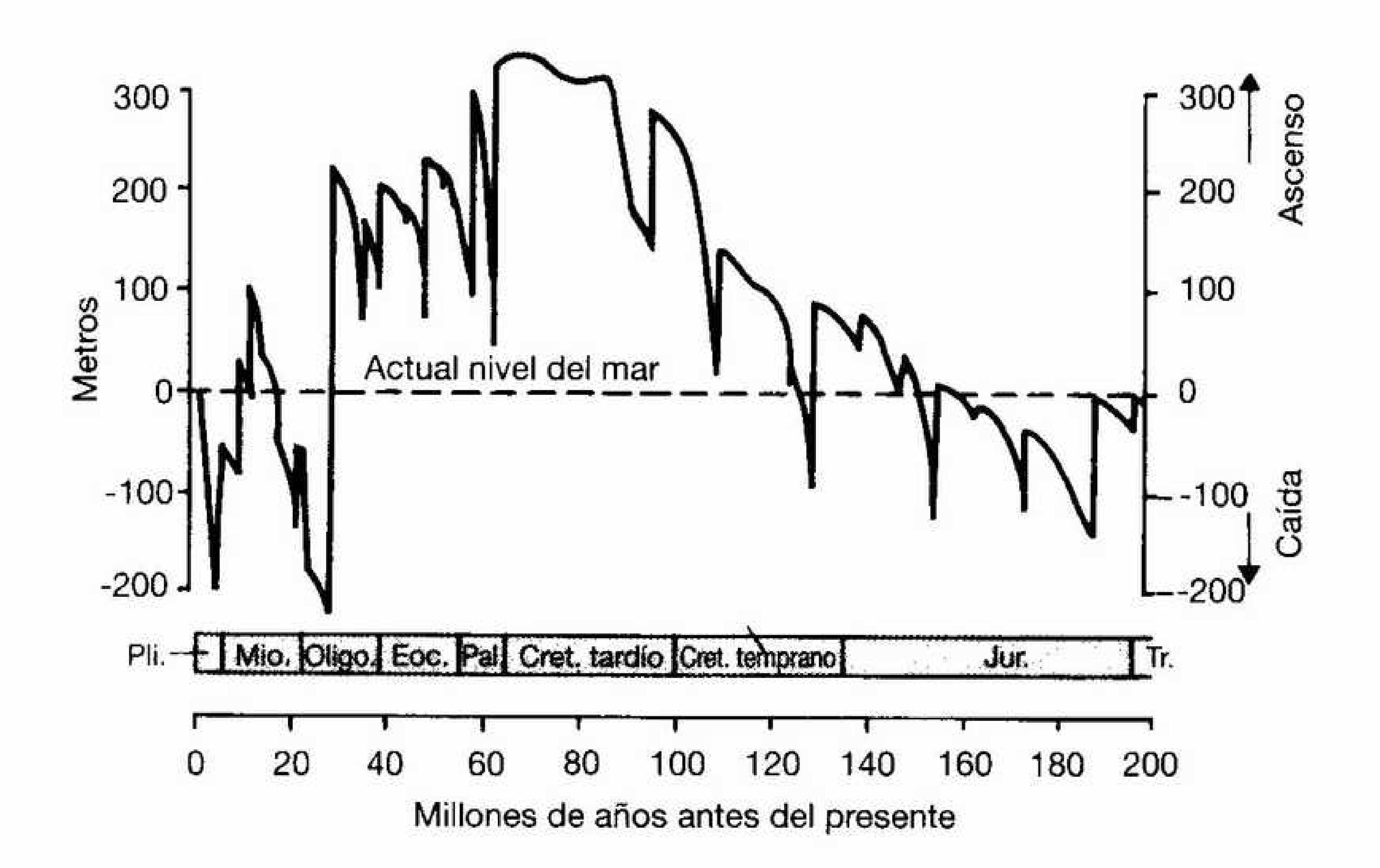
Tal combinación debió resultar clave para la evolución de los primeros homínidos, que parece haberse desarrollado en aquel lugar.

El clima representa el tercer nivel en la escala de influencias ambientales sobre las especies. En efecto, la disponibilidad de los

nutrientes explotados por una especie se verá influida por el clima imperante y cualquier cambio del mismo puede afectar la habilidad de la especie para sobrevivir en una localidad determinada. Pero, en términos de cambios evolutivos mayores, más importante que los recursos es la integridad del hábitat de la especie en su conjunto. Concretamente, cualquier fragmentación del conjunto del hábitat de la especie como resultado de un cambio climático significativo puede llevar a la especiación, en unos casos, y a la extinción en otros (capítulo IV). Ello, así dicho brevemente, constituye la base de la hipótesis de los «pulsos de cambio», propuesta por Elisabeth Vrba, de la Universidad de Yale.

La respuesta más común de una especie al clima cambiante es la migración, siguiendo las condiciones a las cuales está adaptada: del hemisferio norte hacia el sur durante los períodos de enfriamiento, y hacia el norte cuando se produce un calentamiento. Sin embargo, la migración no siempre es posible, ya que la impiden barreras físicas como las cordilleras montañosas y los ríos, o barreras biológicas como la ausencia de recursos alimenticios y de agua. En tales casos, las poblaciones pueden fragmentarse y quizá quedar sujetas a distintas condiciones ambientales. Si el cambio es demasiado grande, la extinción es probable. Si el cambio es moderado, es posible la especiación.

Debido a que es probable que los episodios de enfriamiento significativo conviertan las latitudes septentrionales en menos habitables, durante tales períodos la especiación se concentrará en las zonas ecuatoriales. Por tanto es probable que los linajes africanos se vean ornados por un mayor grado de especiación que los de Eurasia, debido a la situación ecuatorial del continente. «Los perfiles globales de diversidad de especies de bóvidos encajan con esta predicción», señala Vrba. «Solo el África subsahariana tiene aproximadamente el doble de especies endémicas que toda Eurasia.» Otra consideración lateral: es, por tanto, estadísticamente más probable que África fuera la «cuna de la humanidad» que otro continente, simplemente en virtud de su posición en el globo. La hipótesis de los pulsos de cambio señala en consecuencia que cuando un linaje experimenta extinciones y especiaciones éstas se producen en sincronismo y en coincidencia con los principales cambios climáticos, en especial con los episodios de enfriamiento.



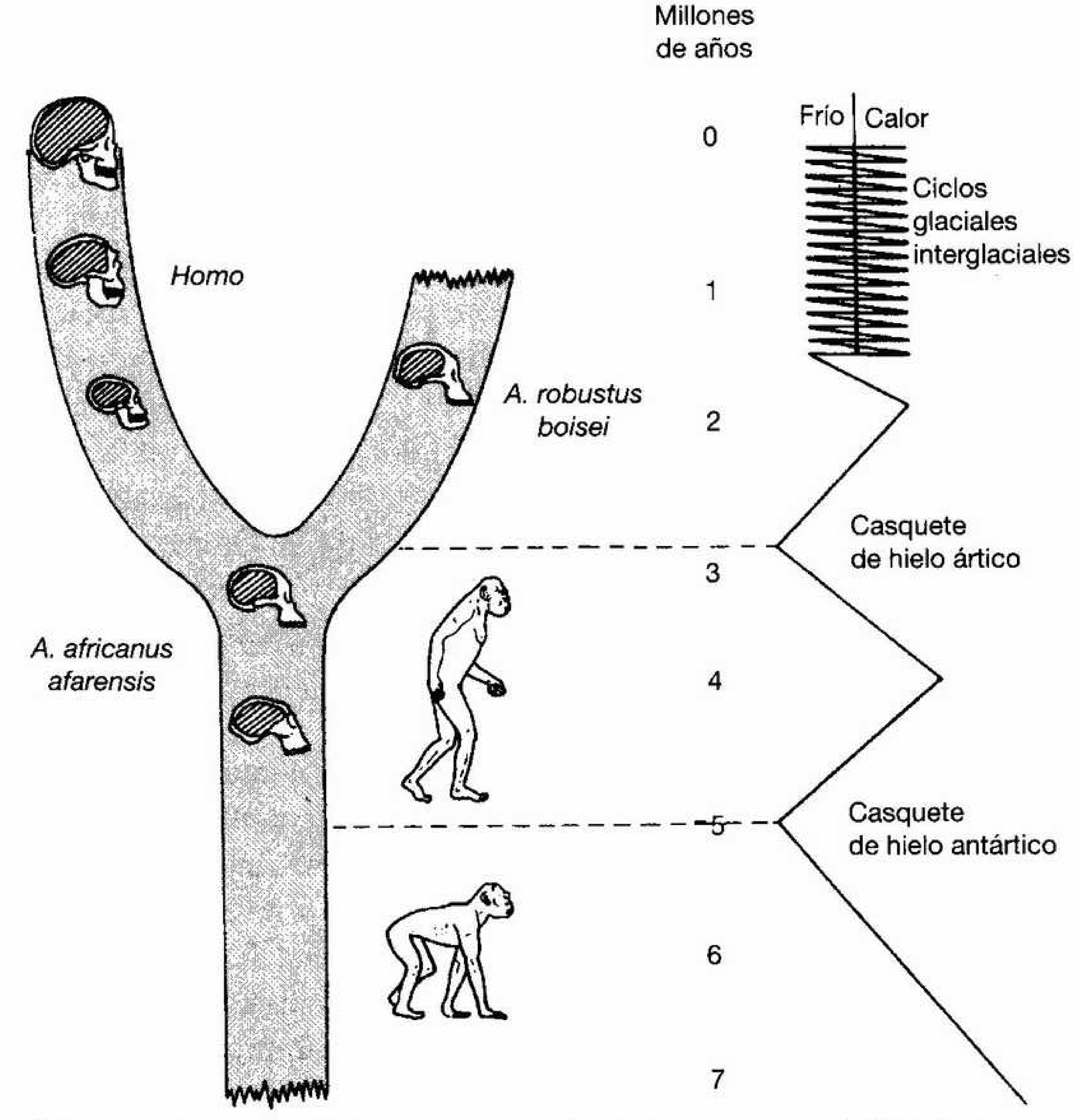
Fluctuación del nivel del mar. El nivel del mar ha fluctuado considerablemente en los últimos 200 millones de años, con un largo ciclo de ascenso y caída, puntuado por ciclos breves, rápidos. Al menos algunas caídas en picado están asociadas a los albores de la glaciación, particularmente en épocas recientes, desde hace 30 millones de años en adelante. (Por cortesía de P.R. Vail *et al.*/AAPG.)

La hipótesis todavía ha de ser probada pero por el momento algunos resultados parecen confirmarla. La tarea consiste en identificar los principales cambios climáticos, identificar los pulsos de extinción en el registro fósil y, si tales pulsos existen, comprobar si coinciden con episodios climáticos. Debido a la naturaleza del registro fósil, los mejores datos proceden de los sedimentos marinos, mientras que las secuencias continentales son, lamentablemente, todavía fragmentarias.

En primer lugar, el registro climático, basado en la formación de los casquetes de hielo polar como indicación de los episodios de enfriamiento. Durante la primera mitad del período Cenozoico (desde hace 65 millones de años hasta el presente) durante el cual se desarrolla la historia del orden de los Primates, el globo terráqueo parece haberse encontrado significativamente libre de hielos polares. La primera aparición de hielo polar fue la formación de la capa de hielo del Antártico Este, un poco después de hace 35 millones de años, mientras que el Artico seguía libre de hielos. El

siguiente paso climático fue la formación de la capa del Antártico Oeste, que empezó poco después de hace 15 millones de años.

El hielo antártico parece haber constituido una característica terráquea permanente tras esta fecha, aunque ha fluctuado en extensión, con sus principales avances hace alrededor de 5 millones y 2,4 millones de años, este último breve pero masivo. Significativamente hace 2,4 millones de años fue también el momento de aparición del hielo ártico. Otro pulso climático tuvo lugar hace



El clima y la evolución humana. Los principales eventos en la historia humana muestran correlación con los principales enfriamientos climáticos de hace 5 millones, 2,5 millones y 0,9 millones de años. La descripción realizada, en 1981, por C. K. Brain, de la conexión causal entre el clima y la evolución humana constituyó un importante estímulo para la investigación de las relaciones existentes. (Por cortesía de C. K. Brain.)

0,9 millones de años, cuando se inician las principales glaciaciones del Pleistoceno.

Probablemente el mejor conjunto de datos relativos a los vertebrados continentales sea el de los bóvidos (diversas clases de antílopes), muchos de los cuales han sido recogidos por Vrba. Aunque los datos no resultan adecuados para comprobar un pulso climático de hace 15 millones de años, muestran claramente picos de extinciones y especiaciones hace 5 millones, 2,4 millones y algo menos de 1 millón de años. El pico de hace 2,4 millones de años es especialmente pronunciado, existiendo datos de fósiles de mamíferos de Europa y Asia que corroboran asimismo que debió tratarse de un episodio climático extremo.

¿Qué fue de los hominoides, incluidos los antepasados del hombre? El episodio climático de hace 15 millones de años coincide con la diversificación de los hominoides en África y en Eurasia, pero este incremento de la diversidad específica también coincide con una expansión del área geográfica después de la unión de África con Eurasia. Algo que es, por tanto, difícil de explicar. Hacia el Mioceno tardío, hace entre 8 y 5 millones de años, los hominoides se extinguieron en Eurasia, coincidiendo con indicaciones locales de cambios ambientales y, también, con la arremetida del avance del casquete de hielo del Antártico Oeste. Fue también el período durante el cual, de acuerdo con las evidencias procedentes de la biología molecular, se diferenciaron los linajes del chimpancé y de los homínidos.

El evento de hace 2,4 millones de años es próximo al punto de origen de los chimpancés pigmeos pero para algunos señala, además, el comienzo del género *Homo*, y posiblemente el origen de dos linajes de australopitecinos robustos. Estas criaturas se extinguieron hace aproximadamente un millón de años, fecha próxima al evento climático de hace 0,9 millones de años, que coincide, además, con la primera expansión de los homínidos fuera de África.

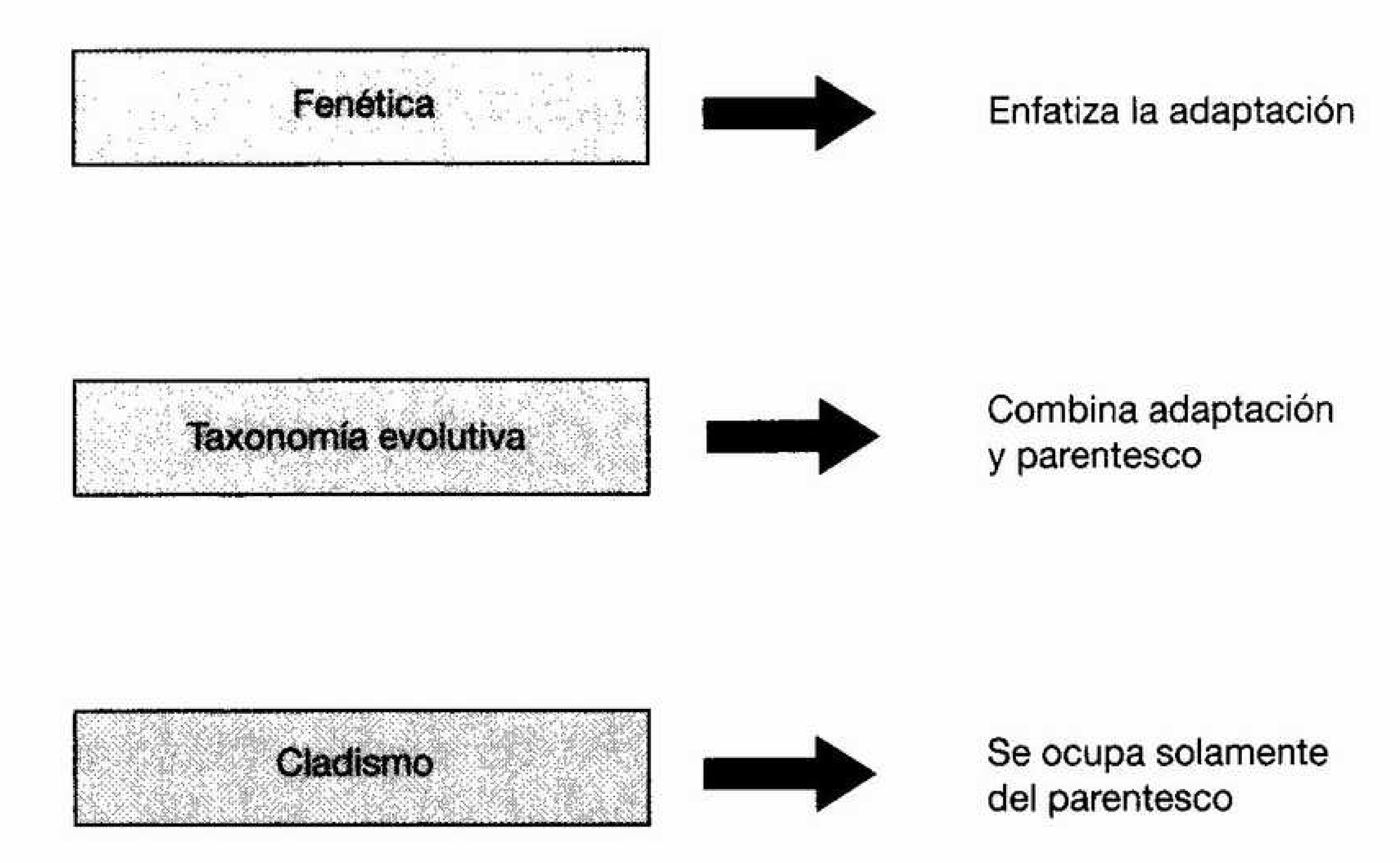
La hipótesis de los pulsos de cambio no puede, evidentemente, ser comprobada con los datos procedentes de la historia de los homínidos, por cuanto requiere de grupos ricos en especies, como sucede con los antílopes. Pero teniendo en cuenta la naturaleza real de ciertos eventos climáticos del pasado y que han ido seguidos de especiaciones y extinciones en algunos grupos de mamíferos puede hacerse algo de luz acerca del inicio de la especiación en el grupo de los homínidos. De acuerdo con los datos disponibles hasta el presente puede otorgarse algún grado de confianza al evento de hace 2,4 millones de años, tanto en términos climáticos como evolutivos. Con grado de confianza decreciente siguen los eventos de hace 5, 0,9 y 15 millones de años.

VII. SISTEMÁTICA O QUIÉN ESTÁ EMPARENTADO CON QUIÉN

Ya en tiempos de Aristóteles los científicos habían clasificado los organismos en grupos y el entramado en el que se basan los biólogos modernos procede de mediados del siglo XVIII, cuando Carolus Linnaeus publicó su *Systema Naturae*. La clasificación —o ciencia de la sistemática— es importante porque permite a los biólogos comunicarse con un mínimo de ambigüedad. Los biólogos siempre han ambicionado clasificar los organismos de acuerdo con alguna clase de sistema «natural». La cuestión es ¿cómo debe ser un sistema de esta naturaleza?

Antes de la publicación del *Origin of Species* de Darwin, en 1859, la clasificación no reflejaba evidentemente la evolución. Después de 1859, sin embargo, los biólogos se acercarían a la clasificación con la idea de evolución explícita en su mente, si la consideraban apropiada. De hecho Darwin argumentó que puesto que las especies se encontraban emparentadas por un antecesor común la genealogía constituía la única base lógica para la clasificación. Sorprendentemente estos últimos años han sido testigos de un acalorado debate acerca precisamente de la forma correcta de incorporar la evolución en la clasificación: ¿deben enfatizarse los resultados de la evolución en términos de adaptación? ¿O simplemente debe reflejar el parentesco? La cuestión es particularmente pertinente en relación con la clasificación de los simios y los humanos.

Cualquier sistema de clasificación de los organismos es plausible que sea jerárquico, de manera que un grupo cualquiera de un nivel determinado queda completamente subsumido dentro de un grupo del nivel superior y así sucesivamente, desde las especies



Distintas aproximaciones a la clasificación. Los distintos métodos de describir las relaciones entre los organismos ponen, en realidad, el énfasis sobre distintos aspectos del mundo. Por ejemplo, al concentrarse sólo en aquellas características que reflejan relaciones genéticas, los cladistas generan un árbol evolutivo. La fenética, por el contrario, tiene en cuenta todos los aspectos de semejanza entre los organismos y en consecuencia enfatiza las semejanzas por adaptación. La taxonomía evolutiva navega entre ambos.

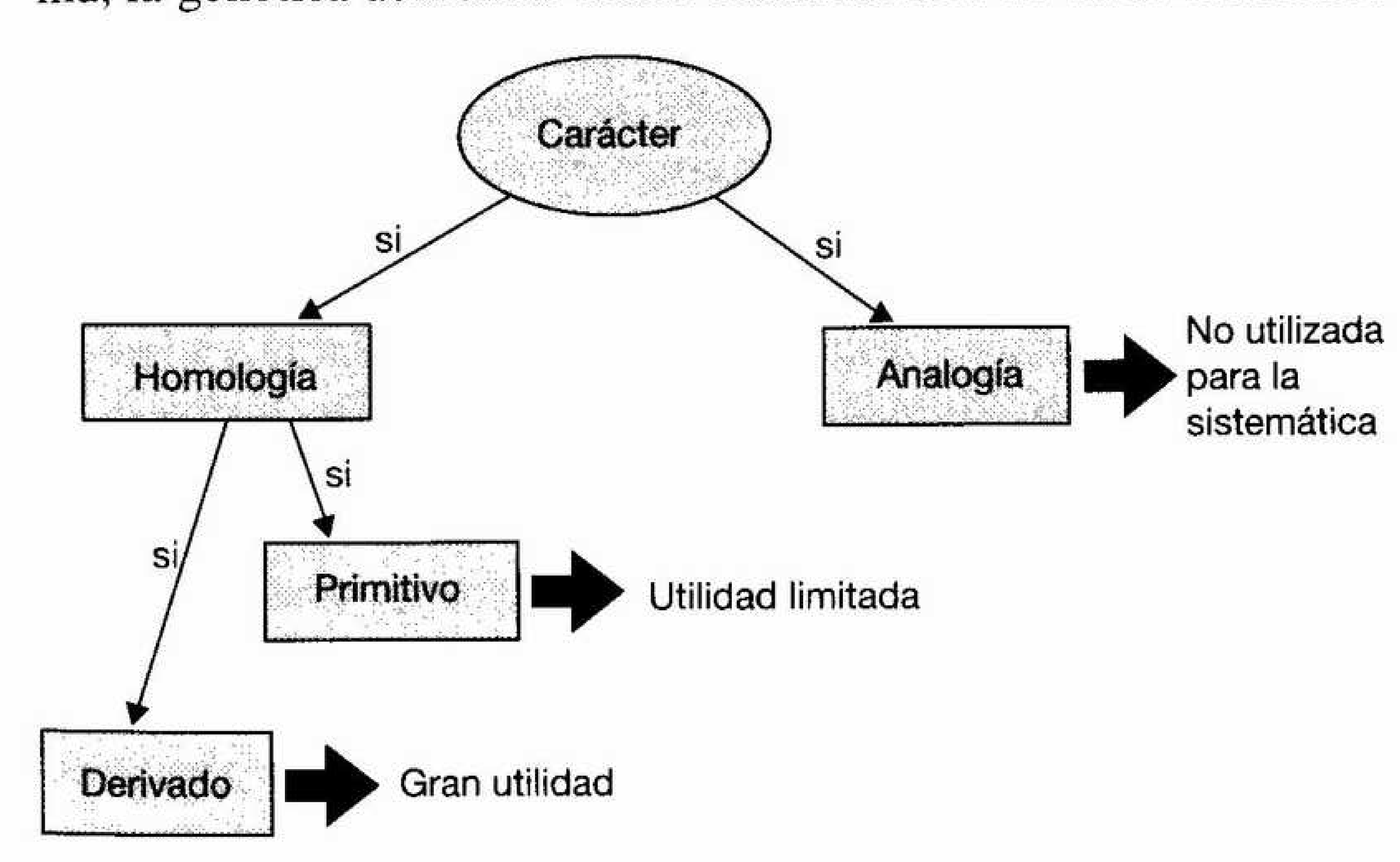
hasta los reinos, en la cúspide del sistema. Así por ejemplo los humanos se clasifican dentro del género *Homo* y la especie *H. sapiens*, que se contienen en el orden de los Primates, el cual constituye una parte de la clase de los Mamíferos, los cuales pertenecen al phylum de los Cordados (vertebrados), que se subsumen en el reino de los Animales.

Existen tres grandes tipos principales de clasificación para ordenar las jerarquías de los seres vivos: la taxonomía numérica, la taxonomía evolutiva (o clásica) y el cladismo. Los tres sistemas han sido aplicados en paleoantropología, siendo el cladístico un sistema que está en la actualidad ganando difusión.

La taxonomía numérica establece jerarquías en base a la semejanza física —fenética— y en consecuencia puede esperarse que enfatice los resultados de la evolución, de las adaptaciones que esta desarrolla. El cladismo, por el contrario, concierne únicamente al parentesco —filogenia— y no es influido por los resultados

de la adaptación. La taxonomía evolutiva toma el camino de en medio atemperando el parentesco estricto con el reconocimiento de las adaptaciones significativas. (Es de hecho una rama del cladismo, denominada «cladismo transformado» que excluye una base evolutiva explícita, aunque eso no nos interese aquí).

Si la evolución procediera a ritmo regular, es decir si después de ramificarse dos linajes fueran divergiendo regularmente en términos de adaptaciones morfológicas, entonces el modelo fenético sería idéntico al modelo filogenético. Pero generalmente no sucede así: a veces un nuevo linaje divergirá rápidamente acumulando numerosas innovaciones evolutivas que establecen una gran distancia morfológica con respecto a sus especies hermanas; otras veces un nuevo linaje permanecerá casi idéntico con respecto a sus especies hermanas después de grandes períodos de tiempo, de forma que mientras que la distancia morfológica sigue siendo mínima, la genética aumenta. Como consecuencia de estos diferentes



La deducción de las relaciones. Una relación genética entre dos especies sólo puede ser deducida si se utilizan caracteres homólogos —no análogos—. Los caracteres homólogos pueden ser de dos tipos: primitivos y derivados. Los caracteres primitivos tienen una utilidad limitada para la deducción de relaciones de parentesco, ya que se presentan en el antecesor de un grupo y, por tanto, no proporcionan información relativa a las especies del grupo. En cambio los caracteres derivados son claves para establecer las relaciones de parentesco, ya que sólo se presentan en algunas de las especies objeto de estudio y permiten, por tanto, establecer diferencias en el seno del grupo.

tempos evolutivos, la taxonomía numérica produce a menudo un modelo distinto al obtenido mediante el análisis cladístico.

La elección de un sistema de clasificación frente a los demás resulta, por tanto, una cuestión filosófica; agrupamientos de acuerdo con «el conjunto de las semejanzas morfológicas» frente a agrupamientos de acuerdo con el parentesco. ¿Cuál es el sistema más «natural»? Aquellos que proponen la taxonomía numérica sostienen que su análisis es completamente objetivo y completamente repetible y que refleja en consecuencia los principales rasgos de la naturaleza. Los cladistas, por su parte, argumentan que la jerarquía filogenética es real, tanto si la descubrimos como si no. Existe un solo modelo de ramificación filogenética, y no es otro que la vía seguida por la evolución: el reto consiste en ser capaces de inferir dicho modelo a partir de la morfología y otras evidencias (tal como la genética: véase el capítulo X):

La morfología de una especie se compone de un amplio conjunto de caracteres anatómicos, forma de los huesos, disposición de las inserciones musculares, color de la piel, etc. La taxonomía numérica procede comparando una gama de caracteres tan amplia como sea posible en un grupo de especies, el resultado de lo cual se conoce como estadística de análisis multivariante, en realidad un promedio de todas las comparaciones. Cuantos más son los caracteres incluidos más objetiva, se dice, es la técnica, de cuya aplicación se deriva automáticamente una jerarquía. En la práctica, sus seguidores han de tomar con frecuencia decisiones entre diversos modelos posibles, con lo que el método resulta menos objetivo de lo que a menudo se argumenta.

Contrariamente a lo que hacen los taxonomistas numéricos, los biólogos que persiguen inferir las relaciones evolutivas entre las especies no usan, de ordinario, todos los caracteres disponibles. La razón es que si bien muchos caracteres compartidos por las especies son el resultado de una comunidad de descendencia —homología— algunos lo son de la evolución convergente, o paralela, es decir se trata de casos de analogía. Solo los caracteres homólogos deben ser utilizados para reconstruir las filogenias, debido a que son los que ligan a las especies evolutivamente emparentadas (véase el capítulo IV).

El biólogo debe precaverse de la trampa de la evolución convergente, ya que frecuentemente resulta difícil de detectar. La evolución convergente puede operar a un nivel amplio, produciendo por ejemplo «lobos» superficialmente semejantes entre poblaciones de mamíferos placentarios y marsupiales separadas hace más de 60 millones de años, en el caso del lobo de Tasmania, en Australia y el lobo verdadero de Eurasia. O también puede operar a un nivel más discreto, por ejemplo en los detalles de la dentición y la anatomía de la mandíbula, algo particularmente pertinente para los paleoantropólogos puesto que los dientes y fragmentos de mandíbula constituyen los fósiles más frecuentes de especímenes de hominoides. La convergencia es el resultado de una evolución independiente de funciones similares.

En el caso de aquellos caracteres que han sido identificados de forma fiable como homólogos y no análogos no todos tienen el mismo valor para poder inferir las relaciones evolutivas. En cualquier grupo de especies objeto de comparación, algunos caracteres homólogos son primitivos, otros son derivados. Son los caracteres derivados los que unen las especies de una manera única.

Los caracteres primitivos son aquellos heredados de la cepa ancestral por todo el grupo. Por ejemplo, tanto los babuinos, como los chimpancés y los humanos tienen uñas en el extremo de sus dedos pero estas especies no están unidas de forma única por este carácter por cuanto los monos del Nuevo Mundo y todos los prosimios también presentan uñas. Para los babuinos, los chimpancés y los humanos, la posesión de uñas es, por tanto, un carácter primitivo. Sin embargo existe una lista de una docena o algo así de caracteres que se presentan de forma única en los babuinos, los chimpancés y los humanos y que están ausentes de los monos del Nuevo Mundo y de los prosimios. Tales caracteres constituyen caracteres derivados para los Catarrinos, el infraorden que incluye los monos del Viejo Mundo, los simios antropomorfos y los humanos.

Obviamente la clasificación de los caracteres en primitivos y derivados es siempre relativa al nivel de jerarquía considerado. Por ejemplo, aunque la posesión de uñas es un carácter primitivo dentro de los catarrinos, constituye un carácter derivado para el conjunto de los primates: puesto que los distingue del resto de los mamíferos. Por lo general los caracteres derivados a un nivel dado

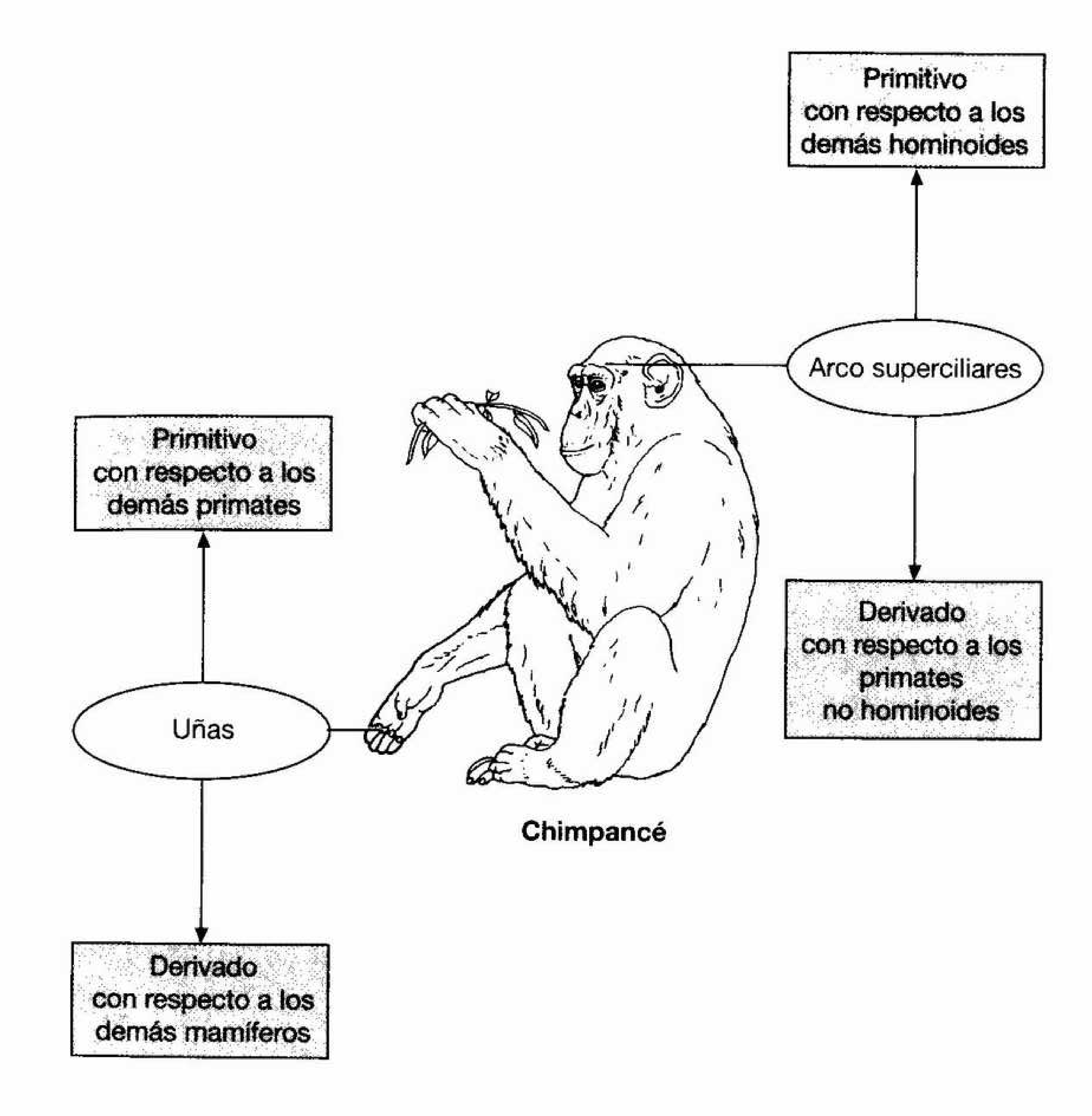
serán primitivos en el nivel inferior (en la dirección jerárquica que va del reino a la especie). Decidir el estatuto de un carácter, en una comparación entre especies, si es primitivo o derivado, se dice que es decidir su *polaridad*.

O sea que, en orden a inferir la relación filogenética única en un grupo de especies, uno ha de identificar caracteres derivados: aquellas innovaciones evolutivas que separan las especies de su antepasado común. Esto, dicho así esquemáticamente, constituye el principio del cladismo: un conjunto de especies que comparten caracteres derivados y proceden de una única especie ancestral se dice que constituye un grupo monofilético o clado. Un diagrama que indica las relaciones de parentesco es un cladograma.

El enfoque cladístico fue desarrollado originariamente por el sistemático alemán Willi Hennig, en 1950, y se ha constituido en estos últimos años en el enfoque elegido por muchos investigadores en paleoantropología. En consecuencia las publicaciones están siendo invadidas por análisis cladísticos y por la terminología cladística, la cual —desafortunamente— incluye auténticos trabalenguas. Por ejemplo, los caracteres derivados compartidos son *sinapomorfias*, mientras que los caracteres primitivos compartidos son *simplesiomorfias*. Por su parte, un carácter derivado no compartido en otras especies es una *autapomorfia* y un carácter convergente una *homoplasia*.

En realidad la determinación de las relaciones existentes entre especies lleva dos etapas. En primer lugar deben separarse las homologías de las homoplasias, lo que exige especial atención a los engaños de la convergencia funcional. En segundo lugar, debe decidirse el estatuto de polaridad de los caracteres homólogos: ¿son primitivos (plesiomórficos) o derivados (apomórficos)? ¿Cómo se determina dicha polaridad?

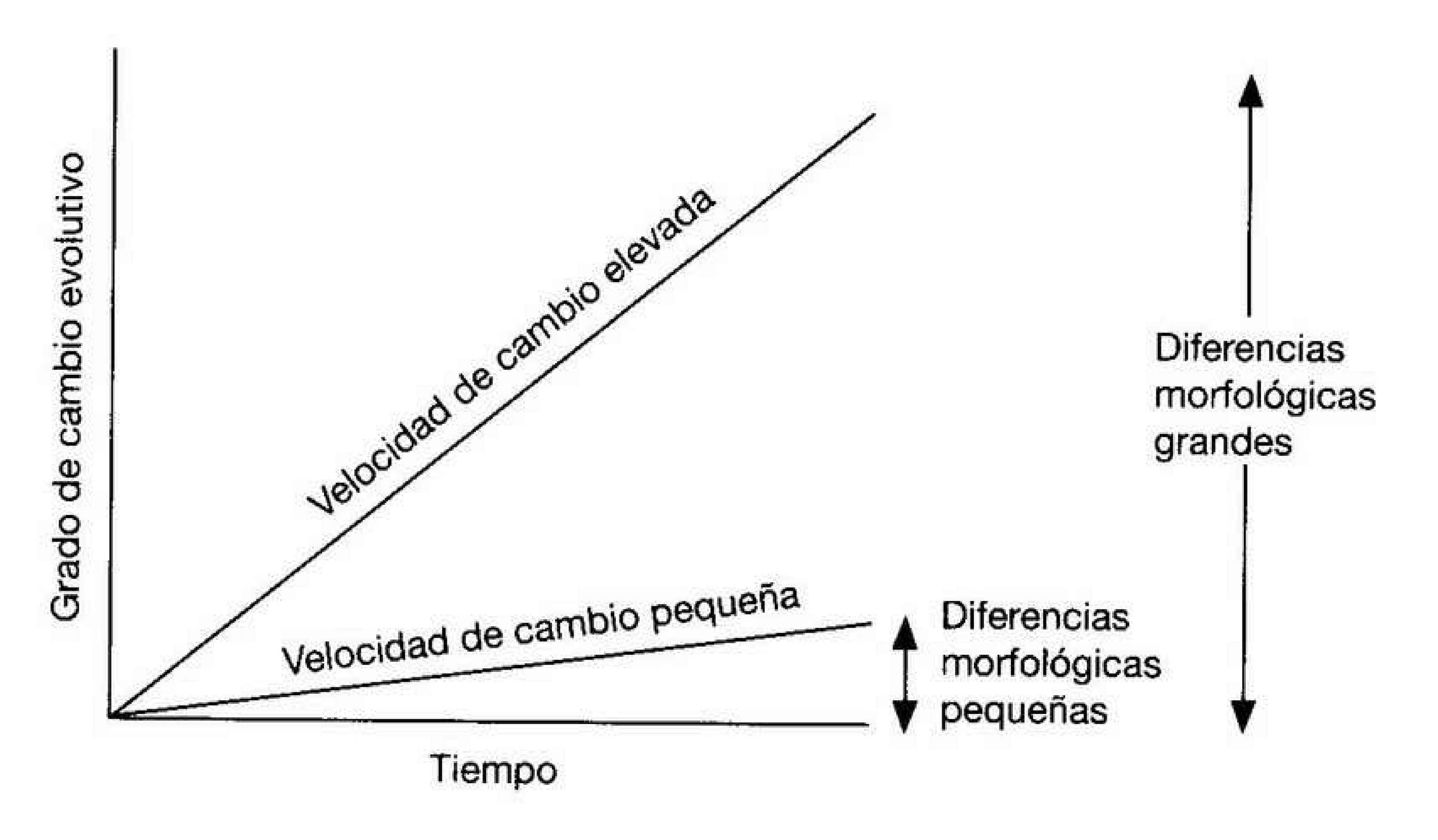
Supongamos, por ejemplo, que consideramos el arco óseo superciliar que presentan los chimpancés, los gorilas y el linaje humano, pero no los orangutanes. ¿Significa esto que dicho arco superciliar es una sinapomorfia (un carácter derivado compartido) que los incluye a los tres en un clado? O ¿más bien podría tratarse de una simplesiomorfia (carácter primitivo compartido) para los hominoides que parece haberse perdido en los orangutanes? La respuesta la obtendremos si atendemos más allá en la jerarquía,



Estatus relativo de los caracteres. El estadio de un carácter depende del punto de referencia. Por ejemplo, las uñas de un simio son primitivas en relación con otros primates, por cuanto todos los primates tiene uñas y, en consecuencia, no nos servirían para distinguir los simios, de, por ejemplo, los monos. Sin embargo, las uñas constituyen un carácter derivado si consideramos el conjunto de los primates ya que no las presenta ningún otro mamífero; por tanto, las uñas permiten distinguir a los primates de los demás mamíferos. El segundo de los caracteres aquí ilustrados, los arcos superciliares, se encuentran sólo en los hominoides pero no en otros primates y son, por tanto, derivados para los hominoides: permiten distinguir a los simios antropomorfos de los monos. En un chimpancé, sin embargo, los arcos superciliares serían considerados primitivos con respecto a otros hominoides y no permitirían distinguir a un chimpancé de, pongamos por caso, un gorila.

hacia especies más distantemente relacionadas. Esta manera de proceder se denomina comparación fuera del grupo. En este caso debemos considerar el gibón y también un mono del Viejo Mundo, por ejemplo. El arco superciliar no se encuentra en los monos del Viejo Mundo lo cual implica por tanto que se trata de una sinapomorfia para los simios africanos y los humanos, que, en consecuencia, forman por dicho criterio un grupo monofilético o clado.

Nadie basa sin embargo una decisión de este tipo en un único carácter. Por el contrario, la mayoría de los análisis incluyen el estudio de numerosos caracteres. La importancia de la comparación multicarácter la revela el hecho de que a menudo nos encontramos con que un subconjunto de caracteres podría implicar un modelo de relación mientras que otro subconjunto de caracteres parece implicar otro. El análisis cladístico de los hominoides no constituye una excepción al respecto. La conclusión que se deriva de esta aparente confusión es que los caracteres anatómicos son, a menudo, extremadamente difíciles de estudiar y de interpretar.



La evolución y el cambio morfológico. Cuando dos especies divergen pueden hacerse morfológicamente bastante distintas si el cambio evolutivo es rápido: es el caso, por ejemplo, de la diferencias existentes entre los humanos y los simios africanos. Por el contrario, si el cambio es lento ambas especies pueden permanecer muy similares; compárese el chimpancé con el gorila.

Así por ejemplo un análisis cladístico de los hominoides llevado a cabo en los últimos años agrupaba a los chimpancés, gorilas y orangutanes en un grupo monofilético, mientras que situaba a los humanos en un clado separado. Un segundo análisis presentaba a los humanos y a los orangutanes como un clado, y a los gorilas y chimpancés en un segundo clado. Sin embargo, la mayoría de los análisis cladísticos apoyan la inclusión de los chimpancés, los gorilas y los humanos en un grupo monofilético, del que se separa a los orangutanes si bien la preferencia no es particularmente fuerte.

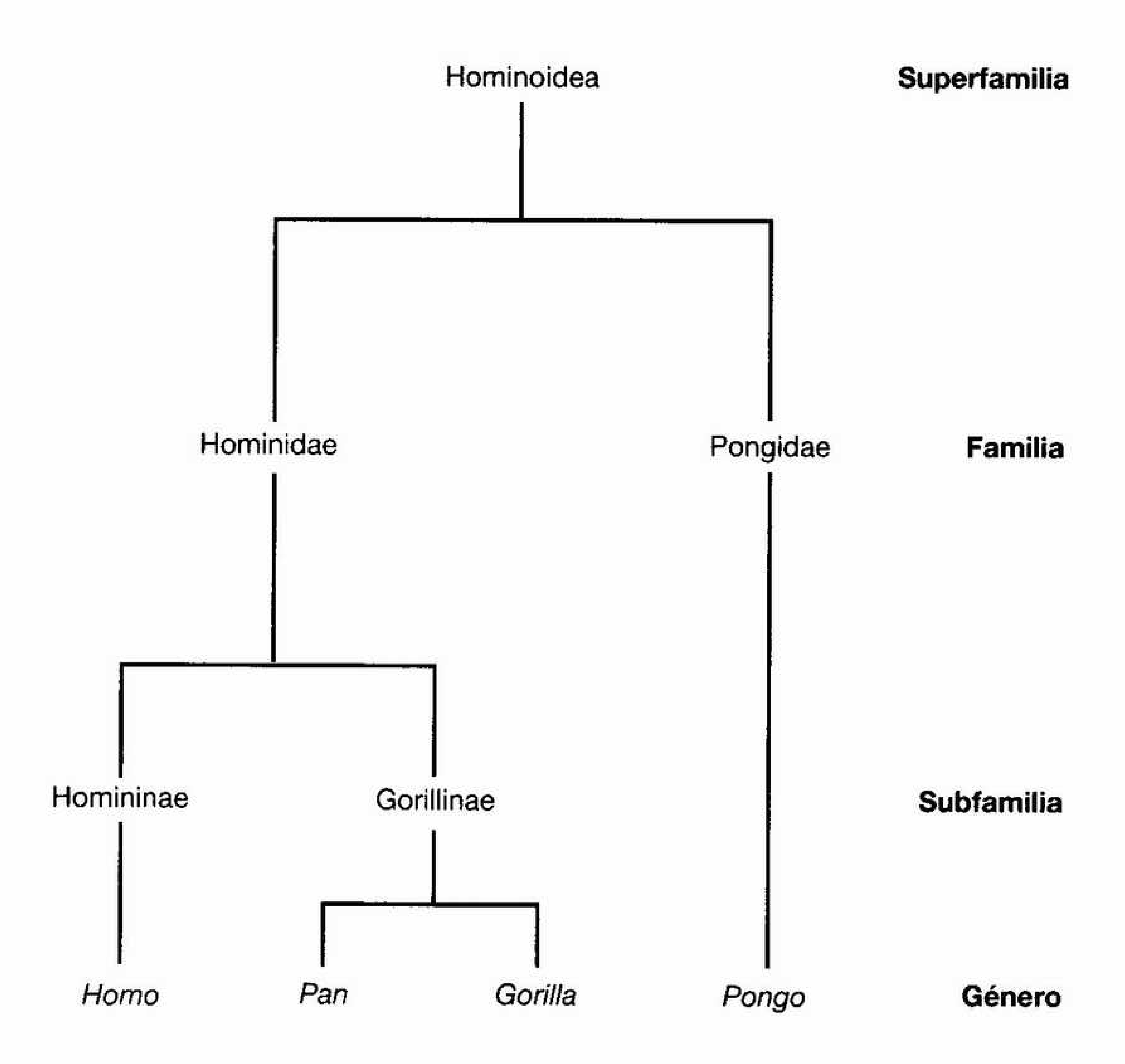
Supongamos ahora que el modelo monofilético es correcto —y existen pruebas de ello procedentes de la biología molecular (véase el capítulo X). ¿Debería reflejarse este hecho en la clasificación formal? Tradicionalmente los humanos y sus antepasados directos han sido incluidos en la familia de los Homínidos, mientras que los simios africanos y el orangután se han situado en una familia aparte, la de los Póngidos. Esta agrupación refleja ciertamente «el conjunto de las semejanzas morfológicas» ya que los humanos han divergido espectacularmente de los simios, pero ignora la filogenia estricta.

Si la filogenia debe reflejarse fielmente en la clasificación, entonces una posibilidad —tal como ha sugerido recientemente Lawrence Martin, de la States University de Nueva York, en Stony Brook— es la siguiente: los homínidos deben incluir a los simios africanos, además de los humanos, mientras que los orangutanes

Reino	*Animalia*
Phylum	*Chordata*
Clase	*Mammalia*
Orden	*Primates*
Familia	*Hominidae*
Género	*Homo*
Especie	*Sapiens*

La clasificación de los humanos. Tradicionalmente los humanos han sido clasificados como la única especie del género *Homo*, que era, a su vez, el único representante de la familia Hominidae. Esta completa separación de los simios africanos, clasificados, juntamente con el orangután, en la familia Pongidae era un reconocimiento de las muy distintas adaptaciones existentes entre los humanos y dichos simios. Sin embargo, véase la figura de la página siguiente.

ocuparían la familia de los póngidos. Sin embargo, Martin prefiere una segunda posibilidad que refleja, incluso más estrictamente la estrecha relación filogenética entre los humanos y los simios africanos. En dicha alternativa, la familia de los Homínidos albergaría a los humanos, los simios africanos y a los orangutanes, dividida, de acuerdo con un adecuado estatus, en subfamilias. (Como referencia digamos que la familia de los Cercopitécidos incluye 13 géneros de monos del Viejo Mundo).



Nuevas tendencias en la clasificación. Una clasificación que refleje estrictamente las relaciones evolutivas entre los hominoides sitúa a los humanos y a los simios africanos en la misma familia —Hominidae— mientras que el orangután es, en este caso, el único representante de la familia Pongidae. En dicha clasificación los humanos y los simios antropomorfos africanos se separan en subfamilias diferentes.

Puede ser precisa en términos de cladismo, pero los feneticistas y los taxonomistas evolutivos dudan. La clasificación también debería reflejar los grandes cambios drásticos de naturaleza ecológica que han tenido lugar en la línea de los homínidos en comparación con sus primos simiescos, replican. En consecuencia el mantenimiento del estatus familiar para los simios por un lado, con un estatus de familia separada para los humanos, por otro, sería por tanto apropiado. Ciertamente —como ya hemos mencionado en el capítulo I— Julian Huxley ya señaló en 1958 que, debido a que nuestra evolución intelectual y psicológica nos distancia tanto del resto del mundo animal, puede pensarse en reservar un reino entero para nosotros mismos: el de los Psicozoos.

Si en el pasado las diferentes filosofías de clasificación han solido provocar debate, la cuestión de asignar el «rango» apropiado —género, subfamilia, familia, etc.— a los hominoides garantiza su continuidad.

VIII. LA CIENCIA DEL ENTERRAMIENTO

Los registros fósil y arqueológico son las principales fuentes de datos sobre los que se reconstruye la prehistoria humana. A no ser que los testimonios sean ser interpretados con cierta habilidad, la reconstrucción —aunque sea convincente— puede no ser válida. En años recientes se ha puesto un énfasis extraordinario en la comprensión de los múltiples procesos que afectan a los huesos y los utensilios de piedra que forman parte del registro. La ciencia de la tafonomía, como se conoce esta especialidad, ha revelado que el registro prehistórico está plagado de trampas para el incauto.

A un tafónomo se le ha oído afirmar, en un momento de pesimismo, que a causa de las innumerables complicaciones susceptibles de sembrar claves falsas en el registro, las posibilidades de reconstruir el pasado son prácticamente nulas. Sin embargo, está más generalizada la sensación optimista de que, paso a paso, se van resolviendo los problemas específicos de la tafonomía. Merced a la combinación de un estudio cada vez más minucioso de materiales procedentes del registro prehistórico y del desarrollo de observaciones y experimentos ingeniosos sobre material moderno, finalmente empieza a ser posible escudriñar en los testimonios materiales de la historia humana con bastante fiabilidad.

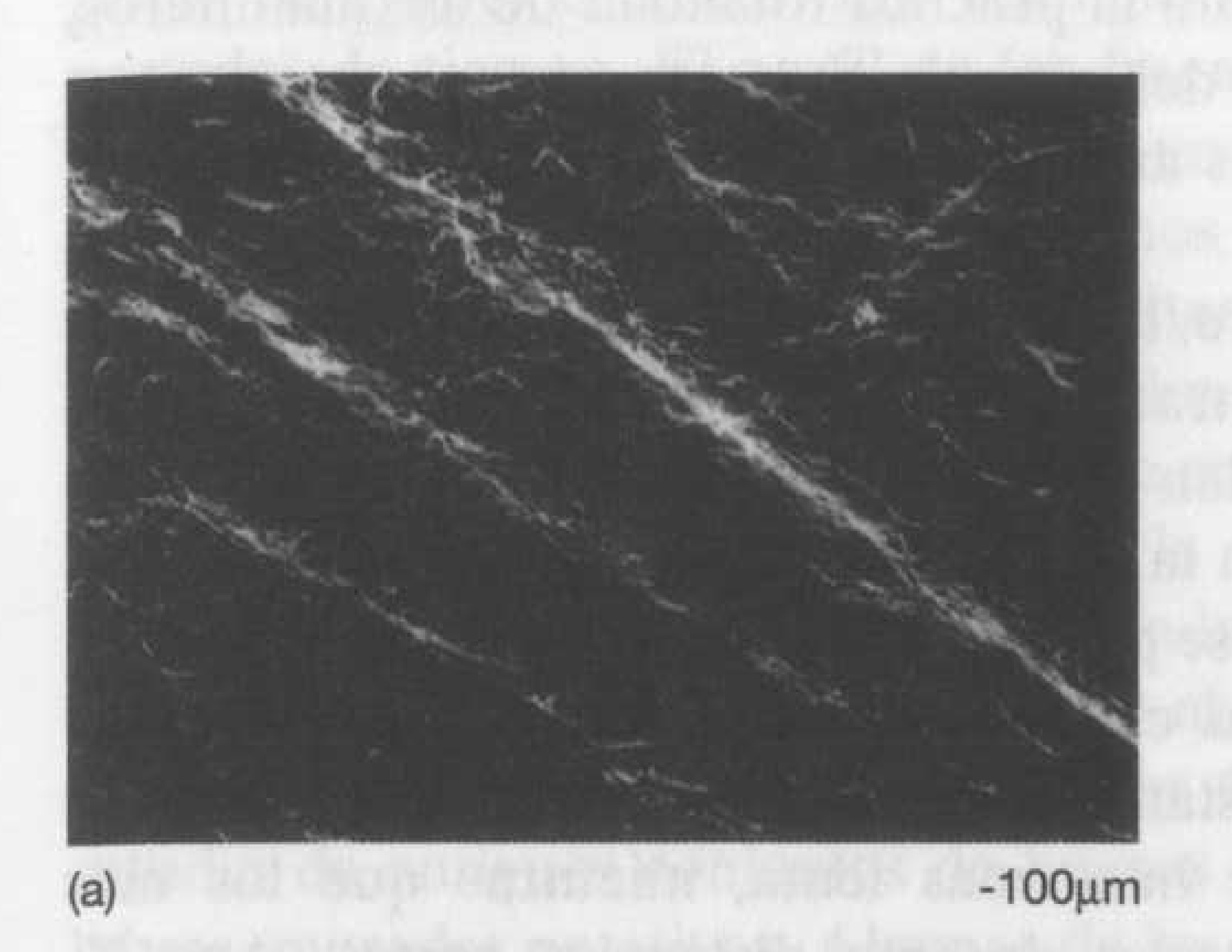
En la naturaleza la muerte es un proceso dinámico, desconcertante. En primer lugar, muchos animales encuentran su fin entre las mandíbulas de un depredador, en lugar de morir tranquilamente en su lecho. Una vez el depredador primario ha quedado satisfecho, se presentan los carroñeros, que en el África actual serían las hienas, los chacales, los buitres y otras especies similares. El cadáver pronto queda limpio de carne y sustancia, y las partes

blandas del esqueleto, como las vértebras y los dedos, son trituradas entre poderosas mandíbulas. Los huesos restantes se secan rápidamente al sol. Ya en esta fase inicial es probable que el esqueleto sufra una desarticulación parcial, al haber arrancado las hienas miembros y otras partes del cuerpo para consumirlas en la paz crepuscular de sus guaridas. El ir y venir de los rebaños de animales que pacen da lugar a una nueva fase de desintegración, por la acción de centenares de pezuñas que patean y aplastan los huesos, cada vez más frágiles. A los pocos meses de la muerte, los restos de, por ejemplo, una cebra, estarán dispersos por una superficie de varios centenares de metros cuadrados, y una gran proporción del esqueleto habrá desaparecido; fragmentos de éste pueden hallarse, en realidad, a kilómetros de distancia, deshaciéndose en la guarida de una hiena. Algunos huesos se habrán roto y desintegrado en trozos minúsculos, y otros estarán incrustados en el suelo bajo la presión de las pezuñas que pasaron por encima. Solo permanecerán intactas las partes más duras del esqueleto, como la mandíbula inferior y los dientes.

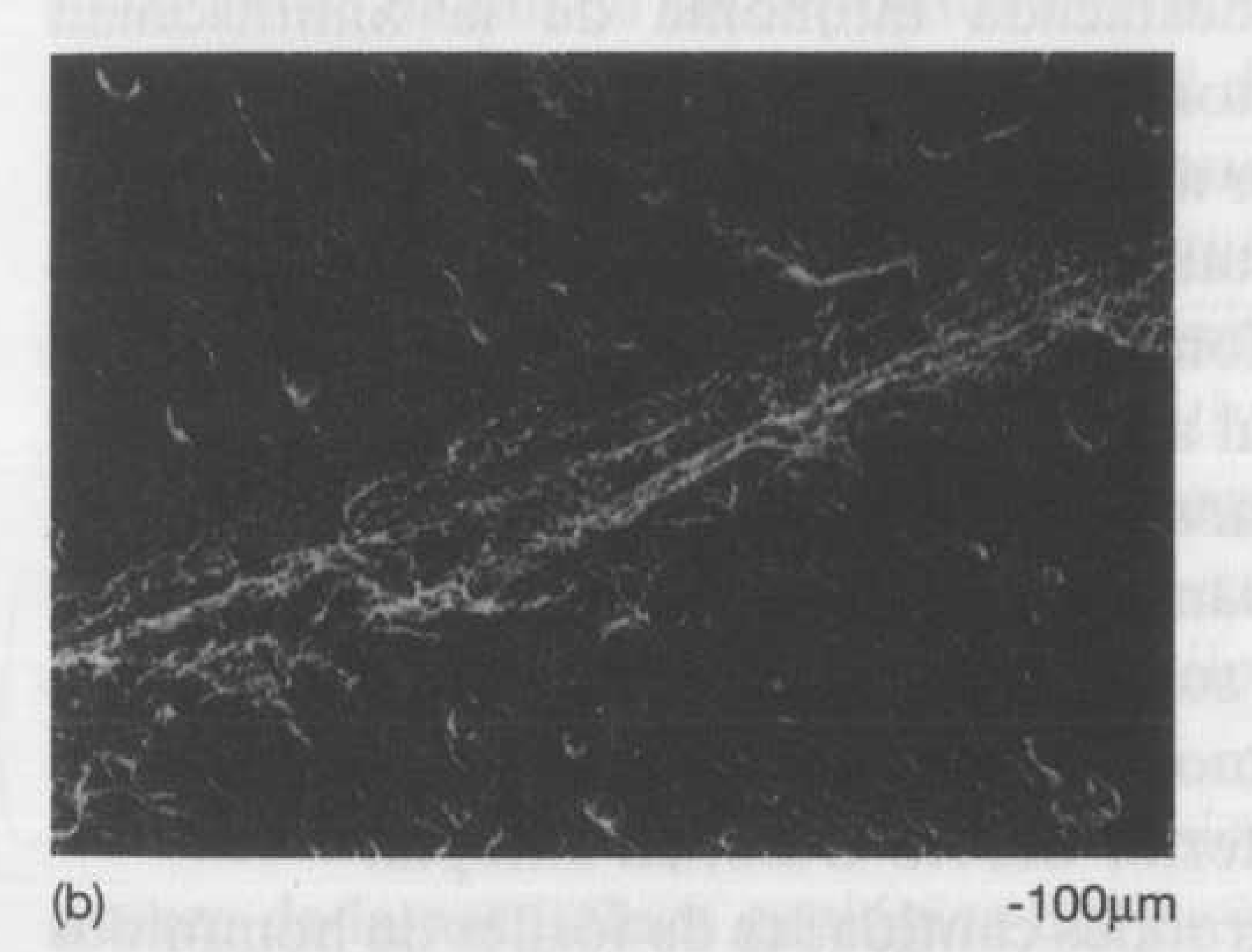
Dado que este es el destino que aguarda a la mayoría de los animales en la naturaleza, no sorprenderá saber que los cacareados anuncios de hallazgos de homínidos, signifiquen, por lo general, que se ha descubierto una interesante mandíbula, un hueso del brazo o, lo que es más difícil, un cráneo entero. El esqueleto más completo de un homínido primitivo desenterrado hasta ahora es el famoso «muchacho de Turkana» cuyo esqueleto prácticamente completo fue encontrado en depósitos de la orilla occidental del lago Turkana, en 1984. Datado con unos 1,5 millones de años de antigüedad, este espécimen de *Homo erectus* carece solamente de unos pocos huesos de los miembros y de la mayoría de los huesos de manos y pies. El individuo, que tenía unos 9 años cuando murió, quedó depositado bajo las aguas someras de una pequeña laguna. En este caso hay evidencias incluso del paso de animales, en forma de un hueso de las extremidades roto en dos como consecuencia del peso de una pezuña que lo aplastó contra la blanda arena.

Para que un hueso llegue a fosilizarse primero se ha de enterrar, preferiblemente en depósitos alcalinos finos y a ser posible poco después de la muerte. La mayoría de los fósiles de homínidos

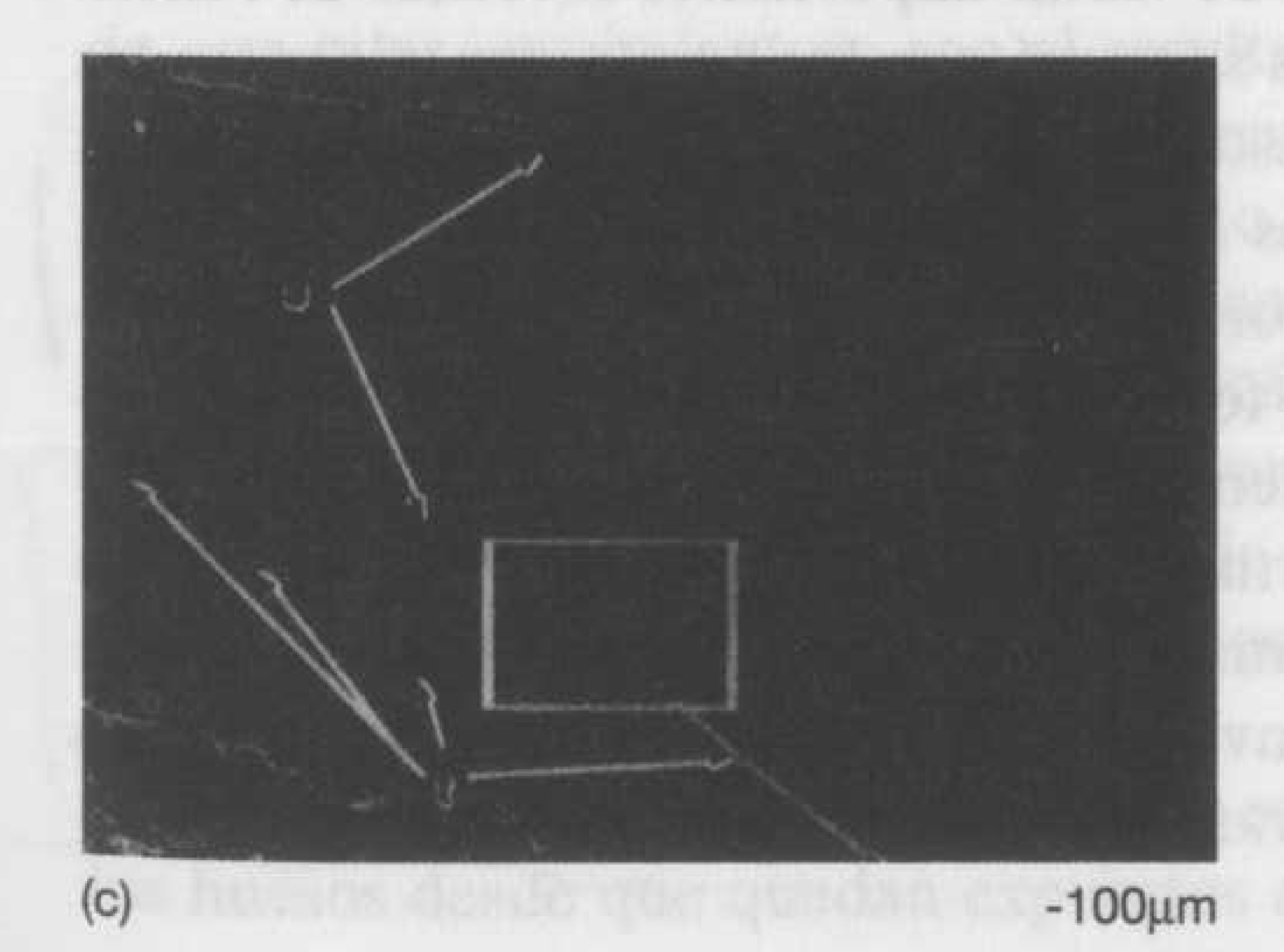
Superficies de huesos observadas al microscopio electrónico.



(a) La superficie muestra las estrías alabeadas producidas por la mordedura de una hiena en un hueso moderno.



(b) Una afilada lasca de piedra produce estrías en forma de V en la superficie de un hueso (también moderno).



(c) Este hueso fósil, procedente de la garganta de Olduvai, lleva marcas de dientes de carnívoro (t) y estrías hechas por lascas de piedra (izquierda, en el centro); en esta ocasión la actividad del carroñero sucedió a la del homínido. (Por cortesía de Pat Shipman y de Richard Potts.)

se han encontrado cerca de ríos o lagos antiguos, en parte porque nuestros ancestros, como la práctica totalidad de los mamíferos, dependían muchísimo del agua; y en parte porque estas zonas constituyen los mejores ambientes sedimentarios favorables a la formación de fósiles.

Mientras esto ocurre, las fuerzas que pueden enterrar un hueso —por ejemplo los estratos de aluvión de un río que va inundando suavemente— pueden asimismo desenterrarlo al «emigrar» el río de aquí para allá en la llanura de inundación durante muchos miles de años. Cuando se produce esto, los huesos quedan sometidos de nuevo a fuerzas clasificadoras; los huesos livianos serán arrastrados a cierta distancia por el río, quizá para descargarlos donde la corriente se hace más lenta, mientras que los más pesados son transportados durante distancias cortas. Ana K. Behrensmeyer —una destacada tafónoma de la Smithsonian Institution, de Washington DC— considera el transporte y la clasificación por el agua en movimiento como una de las influencias tafonómicas más importantes. Las abrasiones producidas cuando un hueso rueda por el fondo de un río o torrente son signos que cuentan la historia de tal actividad, igual que las acumulaciones y los perfiles de tamaño característico en zonas de baja velocidad de un cauce antiguo. En cuanto a los restos de homínidos, el resultado de todo este proceso suele ser la acumulación de centenares de dientes, y poco más, como saben muy bien los investigadores que trabajan en el tramo inferior del río Omo, en Etiopía.

Se han recuperado grandes cantidades de fósiles de homínidos en brechas de roca dura de varias importantes cavernas de África del Sur. En otras épocas se creyó que los homínidos vivían en las cavernas, y que los huesos de otros animales hallados con ellos eran restos de alimentos llevados allí para ser consumidos en la seguridad del refugio. Por otra parte, las fracturas y agujeros presentes en prácticamente todos los restos de homínidos se consideraban resultado de violentos ataques entre semejantes. En muchos aspectos, las cavernas sudafricanas representan uno de los problemas tafonómicos más difíciles que existen, pero con años de paciencia, un grupo de investigadores (y en particular C.K. Brain) han superado las primeras impresiones y se ha acercado un poco más a la verdad.

La mayor parte de las colecciones de huesos son, casi seguro, restos de ágapes de carnívoros acumulados durante larguísimos períodos de tiempo. El perfil de los fragmentos de esqueleto se corresponde con el que sería de esperar una vez los carnívoros han devorado las partes blandas. Y los daños observados en los cráneos de homínidos no eran sino el resultado de la presión de piedras y huesos mientras se acumulaban los depósitos en las cavernas. Es difícil determinar cuanto tiempo representan exactamente estas fascinantes acumulaciones. Pero la cuestión, como en muchas investigaciones tafonómicas, es fundamental.

Un área de investigación en la que el análisis tafonómico ha resultado particularmente crucial en los últimos años ha sido el estudio de antiguos conjuntos de huesos y piedras, en otras palabras, moradas putativas. Algunas de las mejor conocidas y más antiguas se hallan en las depósitos más inferiores de la garganta de Olduvai, Tanzania, con una antigüedad de por lo menos 2 millones de años. Estas concentraciones de huesos rotos y piedras astilladas han sido consideradas desde antiguo como el producto de la actividad cazadora y recolectora, en términos parecidos a lo que ocurre entre los actuales pueblos primitivos. La frecuencia de tales yacimientos parece aumentar a lo largo del tiempo, lo que daría la impresión de un ininterrumpido rastro que conectaría los pueblos antiguos y modernos con un estilo de vida común (aunque véase al respecto el capítulo XXIII).

Sin embargo en algunos casos, análisis tafonómicos cuidadosos acerca de la naturaleza geológica del yacimiento y de la composición del conjunto de huesos y fragmentos de piedras ha demostrado que tales «yacimientos» son el resultado de un flujo de agua, materiales descargados por una corriente en una área de baja energía —en otras palabras, el conjunto no es un yacimiento arqueológico sino un revoltijo hidrológico. Incluso cuando puede demostrarse que una colección de huesos y piedras no es el resultado de un flujo de agua, es preciso averiguar como llegaron allí los diversos materiales, y si lo hicieron de forma interdependiente: concretamente, ¿utilizaron los homínidos las piedras para descarnar sus presas?

Los tafónomos han determinado los estadios por los que pasan los huesos desde que quedan expuestos a los elementos, proceso

conocido como desgaste por la acción de la intemperie, que puede ser calibrado. Estudiando el grado de desgaste por la acción de la intemperie de cada hueso es posible determinar cuanto tiempo ha permanecido en la superficie antes de quedar enterrado. Aplicando esta técnica a los yacimientos de Olduvai, se desprende que en muchos casos los huesos se han acumulado a lo largo de períodos de 5 a 10 años, lo que resulta algo inaudito en los yacimientos procedentes de modernos cazadores-recolectores, ocupados solo brevemente,

Sin embargo, hacia finales de los años setenta y principio de los ochenta, diversos investigadores descubrieron en la superficie de un pequeño porcentaje de huesos trazas de marcas hechas con herramientas de piedra. Esto, aunque el yacimiento parece no haber sido el típico campamento base de cazadores-recolectores, establecería una conexión entre los huesos y las piedras: casi con toda certeza los homínidos comían carne. Fijándose en el modelo de distribución de las marcas de corte que aparecen sobre los huesos —en la caña así como en los extremos articulares, por ejemplo— los investigadores pueden obtener alguna idea acerca de si las marcas fueron hechas durante el proceso de desarticulación de un animal o simplemente al arrancar la carne o la piel del hueso.

La determinación de la identidad de las marcas en la superficie de los huesos es una importante actividad tafonómica: las dentelladas de los carnívoros y los mordiscos de los puerco espines dejan su marca. Igual, parece ser, que los granos de arena. Durante 1986, Behrensmeyer y dos colegas suyos de la Smithsonian Institution, de Washington DC, señalaron que los huesos atrapados en un sedimento arenoso pueden presentar abrasiones virtualmente indistinguibles de las marcas genuinas producidas por herramientas de piedra. «Los rasgos microscópicos de marcas individuales resultan por si solos pruebas insuficientes de la utilización de herramientas con respecto a los efectos del englobamiento [en arena]», advertían Behrensmeyer y sus colaboradores. «Si tales evidencias se combinan con criterios basados en el contexto, y con el modelo de distribución de múltiples marcas, entonces sí que puede ser posible distinguir ambos procesos en por lo menos algunos casos relativos al comportamiento de los primitivos humanos».

No todos los tafónomos, sin embargo, están de acuerdo en la

dificultad que representa distinguir entre los efectos del enterramiento y las marcas de corte genuinas. Así por ejemplo, Sandra Olsen y Pat Shipman han enfocado el problema experimentalmente y señalan: «La comparación macroscópica y microscópica de huesos enterrados experimentalmente y de huesos a los que se han retirado las partes blandas mediante herramientas de pedernal demuestra diferencias significativas por lo que respecta a las modificaciones superficiales producidas por ambos procesos».

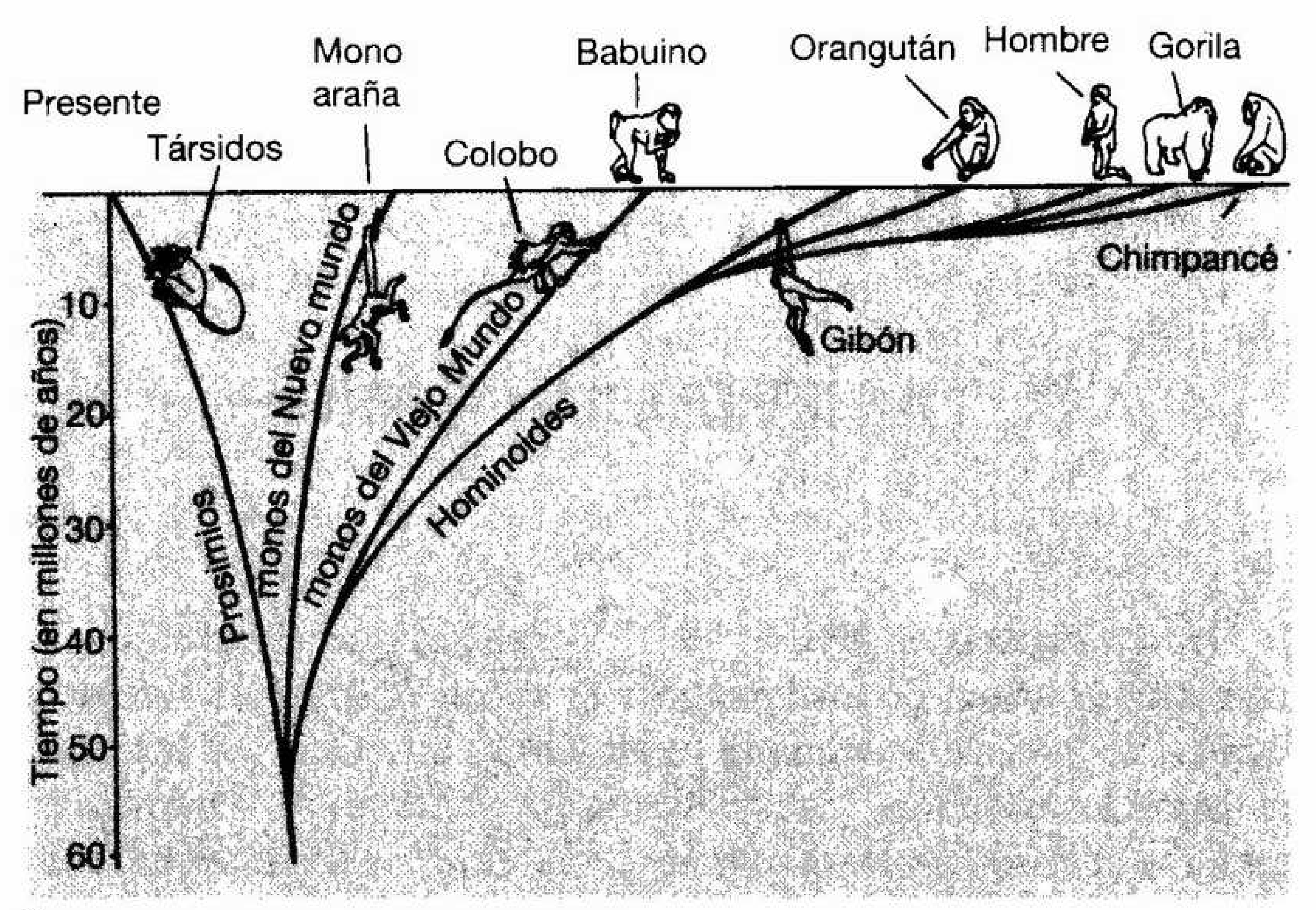
La tafonomía añade pues otra advertencia a la lectura irreflexiva del registro prehistórico.

IX. LA HERENCIA PRIMATE

Homo sapiens es una de las 185 especies que integran en su conjunto el orden de los Primates. (Existen 22 órdenes vivientes dentro de la clase Mammalia (mamíferos) que incluyen los murciélagos, los roedores, los carnívoros, los elefantes y los marsupiales). De la misma manera que nosotros, como individuos, heredamos muchas semejanzas con respecto a nuestros progenitores pero también estamos conformados por nuestras propias experiencias, igual sucede con una especie dentro de un orden: cada especie hereda un conjunto de rasgos anatómicos y de conducta que caracteriza al orden como un todo, pero cada especie es también única, el resultado de su propia historia evolutiva.

Matt Cartmill, de la Duke University, ha dicho de la antropología: «proporcionar una explicación histórica acerca de como y por qué la humanidad ha llegado a ser lo que es, es el más importante servicio que nuestra profesión le puede proporcionar». Poner de manifiesto nuestra herencia primate es el objetivo que nos hemos marcado al escribir esta revisión. En este capítulo estudiaremos en qué consiste ser primate, en términos de anatomía y de conducta.

El estudio de los primates —la primatología— ha experimentado importantes cambios en los últimos años, y ello por dos motivos. En primer lugar por la incorporación a los estudios de primatología de la investigación ecológica. El resultado ha sido que la biología de los primates ha podido ser interpretada dentro de un contexto ecológico más completo. En segundo lugar la ciencia de la sociobiología ha permitido una perspectiva más penetrante acerca de la evolución del comportamiento social. Y los primates son, por supuesto, animales altamente sociales. La primatología



Árbol de la familia de los primates.

moderna promete por tanto convertirse en el centro de algunos de los más importantes retos intelectuales de la ecología del comportamiento.

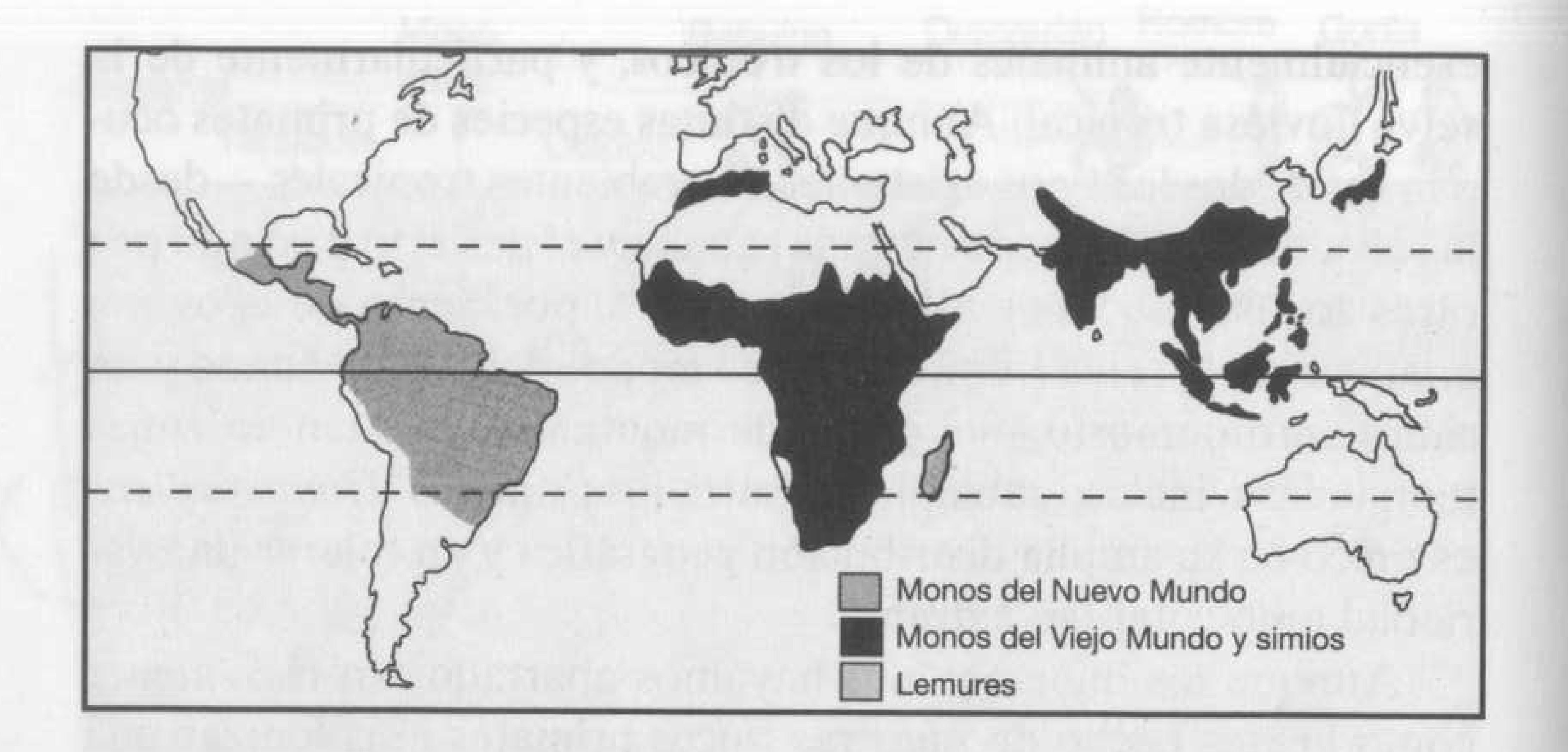
Los modernos primates pueden dividirse en cuatro grupos: los estrepsirrinos —que incluyen los lemúridos, los lorísidos y los galagos—, los monos del Nuevo Mundo —tales como los titís, los monos araña y los monos aulladores—, los monos del Viejo Mundo —como los macacos, los babuinos y los colobos— y, finalmente, los hominoides, entre los cuales los simios antropomorfos y los humanos. Los estrepsirrinos se conocen a veces como prosimios, mientras que los monos y los simios antropomorfos reciben la denominación colectiva de antropoides. Veintiocho de las 185 modernas especies de primates viven en Madagascar (los lemures) mientras que sendas cincuentenas de especies habitan en América Central y América del Sur, África y Asia. No existen especies de primates modernos nativas de Europa, Norteamérica ni de Australia.

Las especies de primates modernos varían enormemente de tamaño, desde el diminuto lemur ratón, con un peso de 80 gramos, hasta el gorila con un tamaño más de 1000 veces superior. Sin embargo, con independencia de su tamaño, los primates son quintaesencialmente animales de los trópicos, y particularmente de la selva lluviosa tropical. Aunque distintas especies de primates ocupan casi todos los tipos existentes de ambientes tropicales —desde la selva tropical húmeda hasta la sabana y el desierto pasando por otras zonas boscosas y arbustivas— el 80 por ciento de ellos son criaturas de la selva tropical. Varios monos del Viejo Mundo y un simio antropomorfo —el gorila de montaña— habitan en zonas templadas o incluso subalpinas. Entre los primates. *Homo sapiens* es único en su amplia distribución geográfica y en tolerar una variedad ambiental tan extrema.

Aunque los humanos nos hayamos apartado tan claramente como hemos hecho de nuestras raíces primates al colonizar una tan grande variedad de hábitats, muchas de las características que a menudo pensamos que nos separan de otros primates —tales como el andar erguidos, la inteligencia y la extrema sociabilidad— son de hecho extensiones, más que discontinuidades con respecto a, de lo que es ser primate. Debemos por tanto preguntarnos ¿qué es ser primate?

De modo sorprendente la cuestión relativa a la búsqueda de una «definición de primate», se ha revelado como difícil de contestar de forma concisa. «De hecho —señala Robert Martin, del Instituto Antropológico, de Zurich— es un tema común en la literatura acerca de la evolución de los primates que tales organismos carecen de rasgos diagnósticos precisos que permitan su separación con respecto a otros organismos, tal como los conocemos para otras especies de mamíferos placentarios». La dificultad, sugiere aquel autor, procede del énfasis puesto en los «rasgos esqueléticos identificables en el registro fósil». Si, por el contrario, nos fijamos en las especies vivientes de primates, y atendemos a todos los aspectos de su anatomía y de su comportamiento es posible, dice Martin, una definición basada en características universales o casi universales.

«Los primates son típicamente habitantes arbóreos de los ecosistemas selváticos tropicales y subtropicales» es el comienzo de la definición de Martin, que prosigue con la descripción de los rasgos de la anatomía de la mano y del pie, el estilo de locomoción, las capacidades visuales, la inteligencia, aspectos de la anatomía reproductora y factores de su ciclo biológico (como la longevidad y



Distribución geográfica de los primates vivientes.

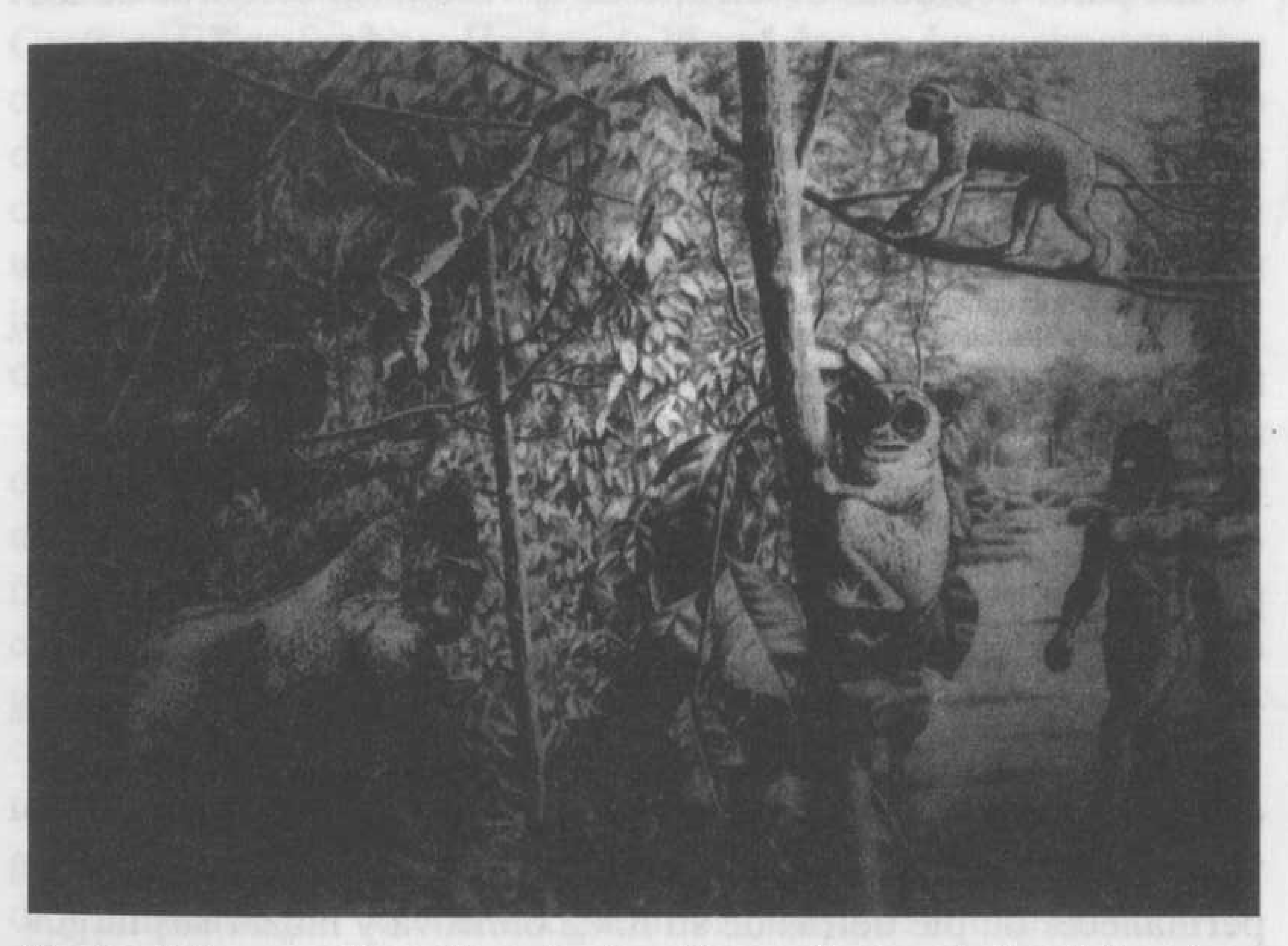
las estrategias reproductoras) y la arquitectura dentaria. La definición, en su conjunto, es la de unas especies que ocupan en el mundo nichos ecológicos bien especiales. Tal como la antropóloga Alison Jolly, de la Rockefeller University, ha señalado recientemente: «Si existe alguna esencia de lo que es ser primate, esta es la progresiva evolución de la inteligencia y el modo de vida».

Algunos de los componentes principales de la definición son los siguientes:

Las manos y los pies de los primates tienen la capacidad de asir, estando en consecuencia equipados con pulgares oponibles en manos y pies. los humanos constituyen una excepción en este punto, habiendo perdido el pie su capacidad prénsil en favor de la formación de una «plataforma» adaptada a su habitual marcha erguida. Los dedos de manos y pies, tienen uñas, no garras y sus yemas son anchas y acanaladas, lo cual ayuda a prevenir resbalones en los soportes arbóreos al tiempo que aumenta su sensibilidad táctil.

La locomoción de los primates es dominada por los cuartos traseros tanto si consiste en saltos y desplazamientos verticales (en las especies pequeñas) como en una marcha cuadrúpeda (monos y simios africanos) o en la braquiación (simios). En cada caso el centro de gravedad del cuerpo se localiza cerca de las extremidades posteriores, lo que produce la típica marcha diagonal (el pie delantero precede al pie trasero de cada lado). Y lo que significa también que con frecuencia el cuerpo se encuentra erguido en una posición relativamente vertical, estableciendo una transición hacia el bipedismo habitual en los humanos menos espectacular, anatómicamente hablando, de los que a menudo se imagina.

La visión está muy desarrollada en los primates, mientras que el sentido del olfato está disminuido. En todos los primates ambos ojos se encuentran emplazados en la parte frontal de la cabeza, produciendo una visión estereoscópica en mucha mayor extensión que en otros mamíferos. Algunos primates, las especies diurnas,



Modos de locomoción en los primates. El mono (*arriba, a la derecha*) camina a cuatro patas, mientras que el gibón (*arriba, a la izquierda*) prefiere colgarse de los brazos y balancearse como un péndulo de rama en rama. El orangután (*en el centro, a la izquierda*) también es un aficionado a los árboles, pero como un trepador a cuatro manos. El gorila (*abajo, a la izquierda*), como el chimpancé, camina de nudillos (descarga el peso correspondiente a los miembros anteriores sobre los nudillos de la mano, en vez de ponerla plana como hace el mono). El társido (*en primer plano*) se desplaza mediante salto y asimiento vertical. El homínido (*derecha*) es un bípedo con todas las de la ley. Obsérvese, además, la mano prensil y los ojos dirigidos al frente, característicos de los primates. (Por cortesía de John Gurche/Maitland Edey.)

tienen visión del color, aunque esto no les diferencia, como orden, de otros muchos grupos de vertebrados. El desplazamiento de los ojos desde los lados de la cabeza hasta la parte frontal en combinación con la disminución del olfato produce un acortamiento del hocico, algo que está asimismo en consonancia con la reducción del número de dientes incisivos y premolares con respecto a la dentición ancestral de 3 incisivos, 1 canino, 4 premolares y 3 molares (notación: 3.1.4.3) hasta un máximo de 2.1.3.3. (Los estrepsirrinos y los monos del Nuevo Mundo tienen esta fórmula, mientras que los monos del Viejo Mundo y los hominoides tienen un premolar menos).

En parte debido al desarrollo de la visión, los cerebros de los primates son mayores que los de otros órdenes de mamíferos; aunque dicho incremento refleja también una mayor «inteligencia», estando sin embargo los lemures, los lorísidos y el resto de los estrepsirrinos menos dotados que los monos y los simios. Ligados a esta mejora de la encefalización se encuentran una serie de factores relacionados con sus ciclos biológicos: los animales con cerebros más grandes con respecto a su tamaño corporal tienden a tener una mayor longevidad y un menor potencial reproductivo. Por ejemplo, la gestación es larga en relación al tamaño corporal materno, las camadas pequeñas (usualmente de una sola cría) y la descendencia precoz. La edad de la madurez sexual es elevada y los intervalos entre dos crías consecutivas largos. «Los primates, en resumen —señala Martin— están adaptados a un ritmo reproductor lento»

Si pensamos en nosotros mismos como animales, esta definición discursiva nos define también, a parte del hecho de que no vivimos en los árboles. Por ejemplo, un quarterback no podría permanecer de pie detrás de su línea ofensiva y lanzar sus largos pases sino fuera un primate. Una locomoción dominada por las extremidades inferiores, la capacidad de asir, las manos sensibles al tacto, la visión estereoscópica y la inteligencia son cualidades todas ellas necesarias en este caso. Y todas ellas son características generales de los primates. Desde un punto de vista más histórico, cuando los homínidos empezaron a fabricar herramientas de piedra, no estaban «inventando cultura» en el sentido que a menudo se utiliza sino simplemente aplicando las destrezas manipulativas de los primates en otro sentido. Y, aunque es cierto que incluso

para los estándares primates *Homo sapiens* está particularmente bien dotado mentalmente, nuestra generosa encefalización es exactamente una extensión de otro rasgo primate.

Más adelante volveremos sobre algunos de estos y otros temas, particularmente en relación con la estrategia con respecto al ciclo biológico y el tamaño cerebral (capítulos XI y XXVIII). Aquí nos centraremos en cómo los primates han llegado a ser lo que son, o como una pequeña especie de mamífero ancestral desarrolló aquella lista de características.

El primer intento sistemático que trataba de dar cuenta de las diferencias existentes entre los primates y otros mamíferos fue realizado a principios del siglo XX por los anatomistas británicos Grafton Elliot Smith y Frederick Wood Jones. Los primates ancestrales y, por extrapolación, los humanos, se habían diferenciado, decían, de los demás mamíferos como resultado de su adaptación a vivir en los árboles. Manos y pies prénsiles proporcionaban un modo superior de locomoción, decían, mientras que, entre hojas y ramas, la visión era un sistema sensorial más agudo que el olfato.

No obstante, tal como señaló Cartmill, «La teoría arbórea quedaba expuesta a la más obvia de las objecciones puesto que la mayor parte de los animales arbóreos —los opossums, las musarañas arbóreas, el paradoxuro, las ardillas, etc.— carecen de hocicos cortos, ojos próximos y frontales, aparatos olfativos reducidos y grandes cerebros que la vida arbórea supuestamente favorece».

Los antropólogos británicos defendieron esforzadamente su teoría, invocando ingeniosas y a menudo inconsistentes líneas argumentales. En los años cincuenta la teoría arbórea fue modificada y ampliada por otro investigador británico, el eminente sir Wilfrid Le Gros Clark y de este modo prosperó durante otras dos décadas, hasta la revisión de Cartmill, en 1972.

En su reanálisis de la teoría arbórea de principios de los setenta, Cartmill aplicó la herramienta más poderosa de los biólogos: el análisis comparativo. «Si la adaptación progresiva a la vida arbórea transformó un antepasado del tipo de la musaraña arbórea en un primate superior, entonces los rasgos de primate deben estar mejor adaptados a la locomoción y a la alimentación arbóreas que sus antecesores», razonaba Cartmill. En otras palabras, si los pri-

mates son lo último en adaptación a la vida arbórea, entonces deberíamos esperar que fueran más diestros allá arriba que otras criaturas arborícolas. «Espectativa que no es corroborada por los estudios sobre no-primates arborícolas». Las musarañas arborícolas, por ejemplo, se las apañan más que bien con sus ojos divergentes, su largo hocico, sus manos y pies no prénsiles, desplegando a menudo superiores habilidades arborícolas que las de los primates. «Claramente, una existencia arborícola exitosa es posible sin las adaptaciones típicas de los primates», concluía Cartmill.

¿Si los ojos juntos y las manos y pies prénsiles eran adaptaciones a algo distinto a la arboreidad, qué eran? Otra vez en este caso Cartmill utiliza la aproximación comparativa para encontrar una respuesta. Una respuesta que se contiene en la hipótesis de la predación visual. Esta hipótesis señala —dicho sea audazmente— que el conjunto de características primates es una adaptación de pequeños mamíferos arborícolas para la caza al acecho de insectos, que son capturados con las manos.

Cartmill investigó la existencia de elementos individuales del conjunto de características primates en una variedad de otras especies. Por ejemplo, los camaleones tienen patas posteriores prénsiles que utilizan para afianzarse cuando se aproximan sobre las delgadas ramas a sus insectos presa. Algunos oposum de América del Sur hacen algo similar, capturando sus presas con las manos o la boca. Y, por supuesto, la convergencia de los ojos es algo que se encuentra en numerosos animales depredadores que necesitan ser capaces de calcular con precisión la distancia, como por ejemplo los gatos, los mochuelos y los halcones.

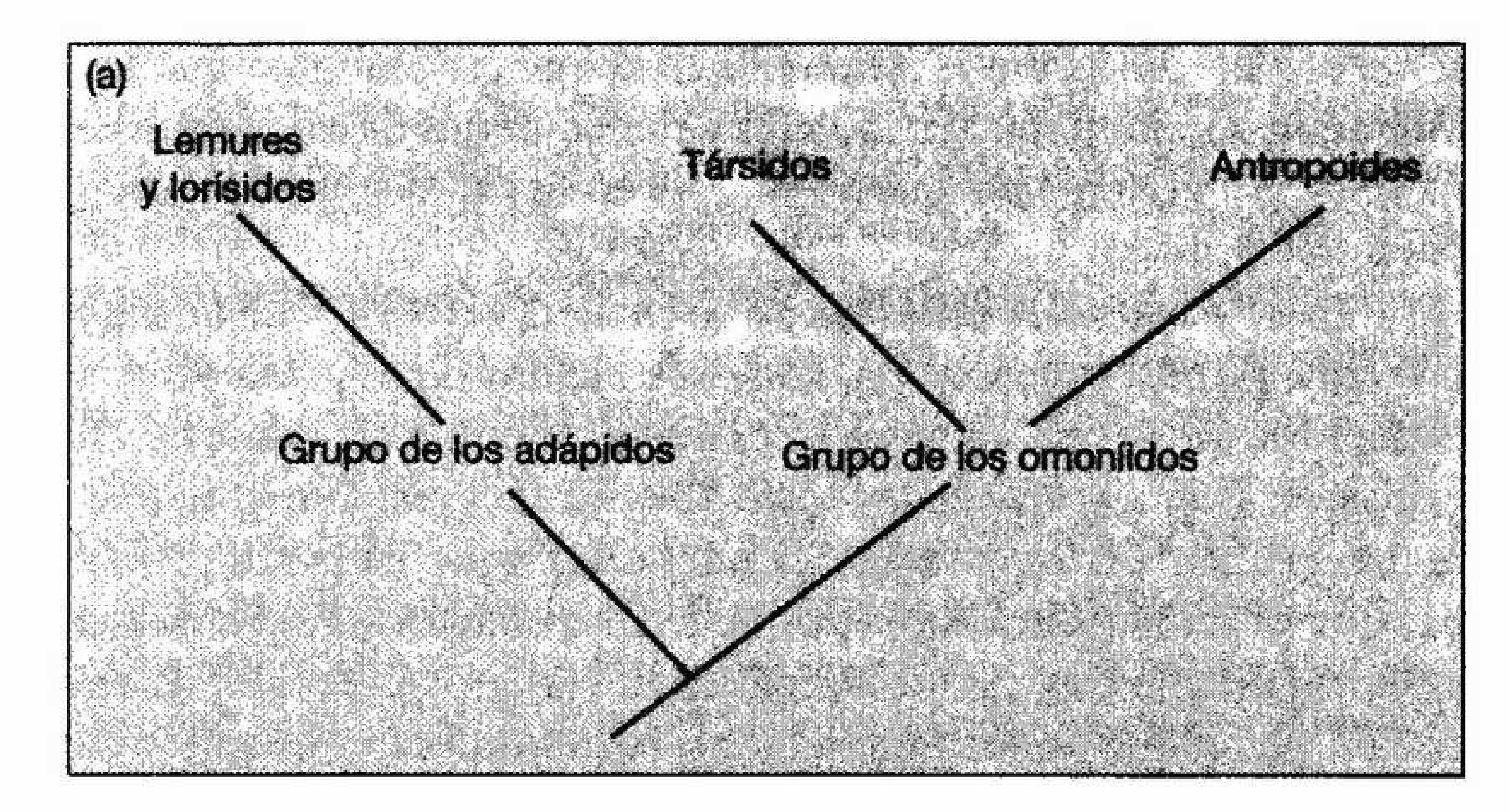
«La mayoría de las características distintivas de los primates pueden ser explicadas de este modo como una convergencia con los camaleones y pequeños marsupiales arborícolas (en manos y pies) o con los gatos (por lo que respecta al aparato de la visión) concluía Cartmill. «Esto implica que el último antecesor común de los primates vivientes... subsistía en buena medida a base de insectos y otras presas que eran localizadas visualmente y capturadas manualmente en el dosel arbóreo y en el interior ricos en insectos de la selva tropical». En este aspecto, el último antepasado común habría subsistido en buena medida como los modernos társidos, el lemur ratón y algunos lorísidos actuales. Estas especies no deben

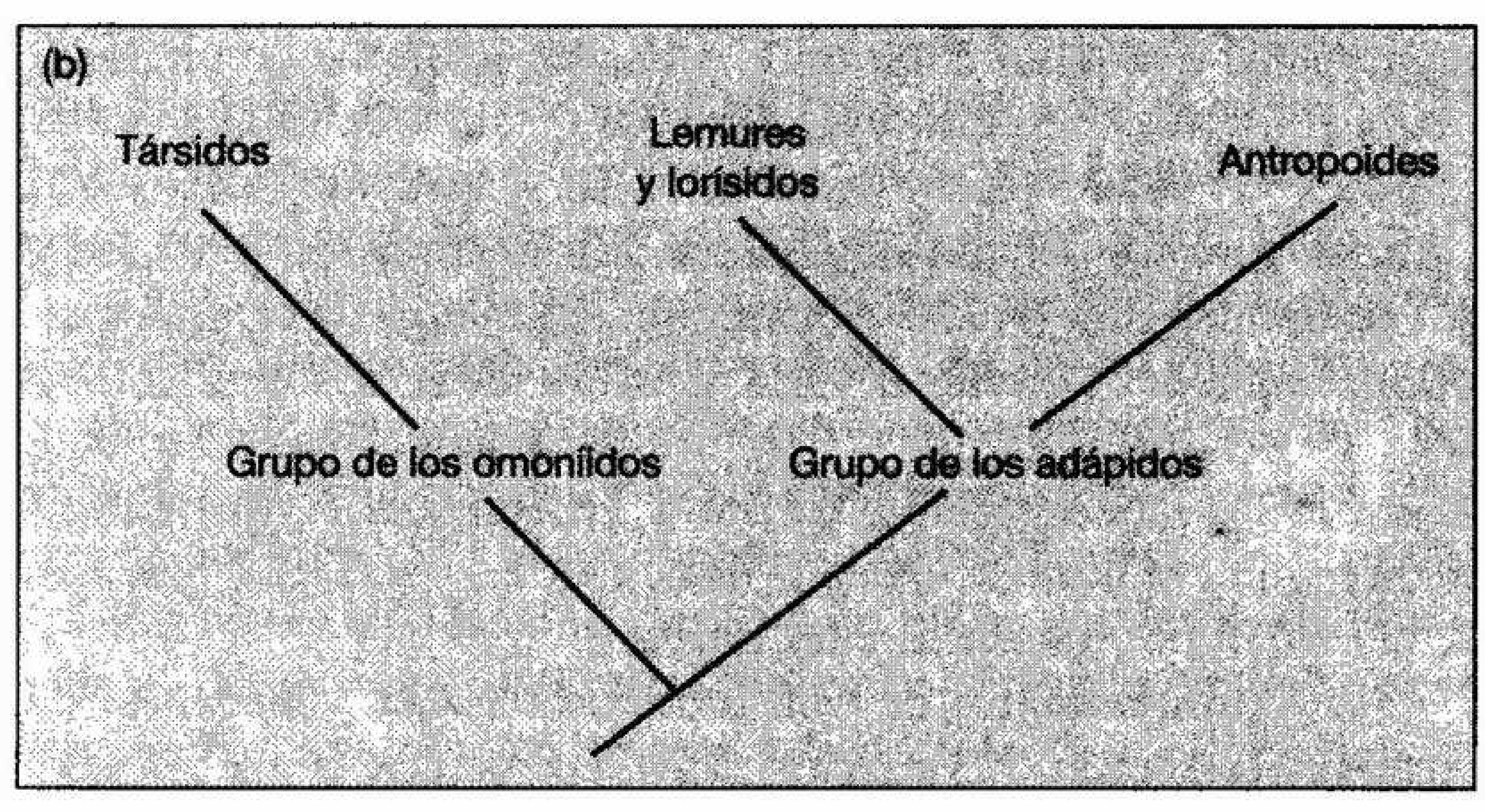
ser consideradas como «fósiles vivientes» ya que, al igual que los humanos, son también el producto de 60 millones de años de evolución. Es simplemente que su nicho ecológico es parecido al de sus antecesores.

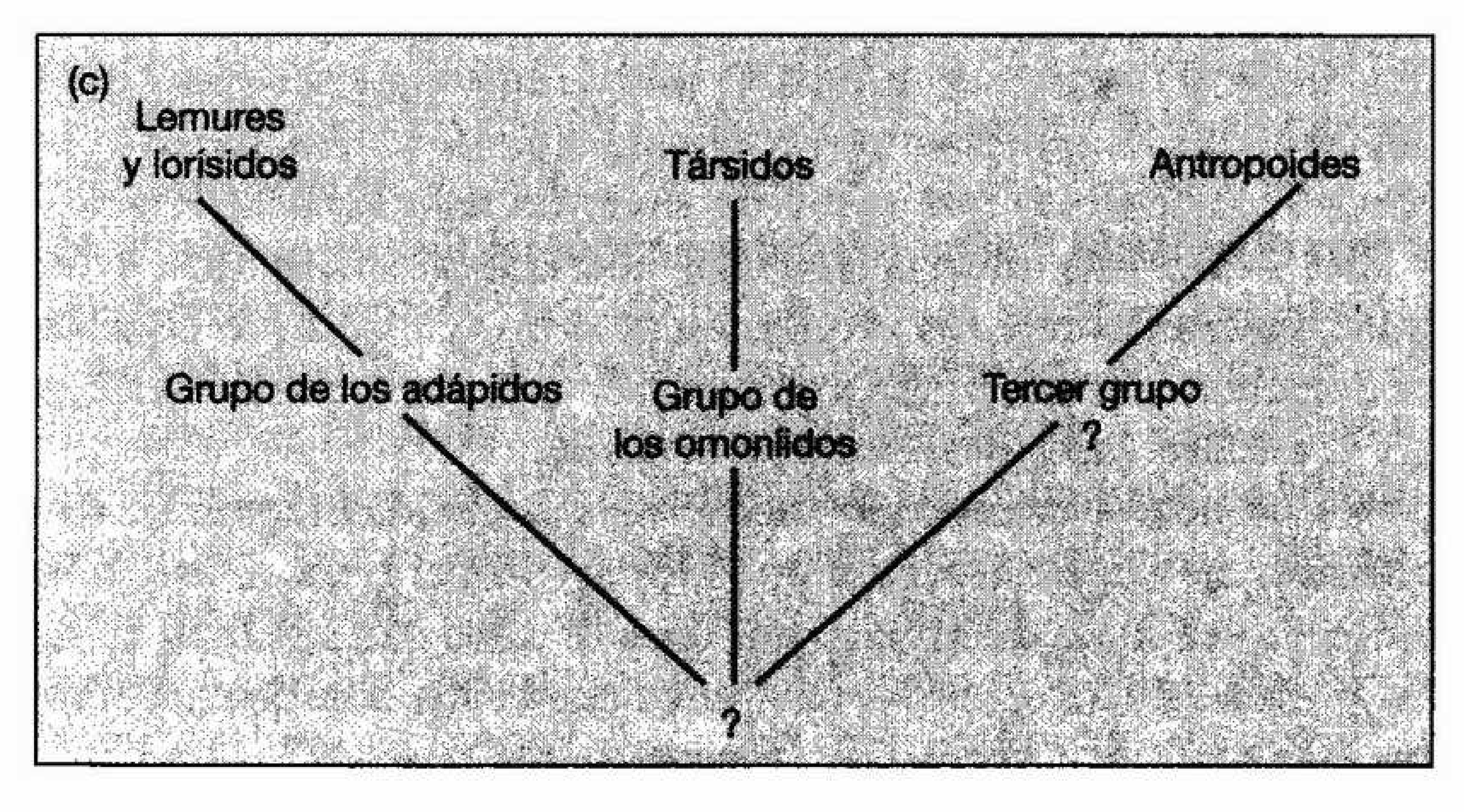
Entre los primates vivientes no se encuentra una «dieta única»: insectos, gomas, frutos, hojas, huevos e incluso otros primates son elementos que se encuentran en el menú de una u otra especie de primates, mientras que la mayoría de especies consumen regularmente elementos de dos o más de tales categorías. El factor principal que determina la naturaleza de lo que constituye el principal sustento de una especie individual es su tamaño corporal. Las especies pequeñas presentan grandes requerimientos energéticos por unidad de peso corporal (debido a su tasa metabólica relativamente alta) y requieren por tanto alimento en forma de unidades pequeñas y ricas. Las hojas por ejemplo resultan demasiado voluminosas y requieren demasiado procesado digestivo para resultar valiosas para los pequeños primates. Por el contrario y debido a sus demandas energéticas relativamente reducidas, las grandes especies se pueden permitir el subsistir a base de recursos voluminosos y de poca calidad, que son de ordinario más abundantes. Así, mientras las especies pequeñas prefieren, hablando esquematicamente, alimentos del tipo de los insectos y las gomas, las mayores se decantan por los frutos y las hojas.

Sin embargo dentro de esta ecuación básica se encuentra un considerable grado de variación. Tal como señaló la primatóloga de Yale, Alison Richard, «casi todos los primates, con independencia de su tamaño, cubren parte de sus requerimientos energéticos con fruta, lo que les proporciona una fuente inmediata de azúcares sencillos» Lo que pone de manifiesto la ecuación básica —dice— son «las diferencias en las necesidades energéticas y de que manera cubren sus requerimientos proteínicos». Y aquí es donde el tamaño corporal es crucial y donde, por ejemplo, el gálago se basa en insectos y el gorila en hojas.

El modelo evolutivo global vuelve a estar descompuesto. Algún tipo de especie ancestral de todos los primates sobrevivió a la extinción en masa de hace 65 millones de años que significó el fin de la Edad de los Reptiles (entre los cuales los dinosaurios eran los más notorios). Pronto, en la subsecuente edad de los mamífe-







ros, aparecieron «primates de aspecto moderno», hace unos 50 millones de años, iniciando una radiación adaptativa que incluyó un incremento en la gama del tamaño corporal, lo que va parejo a una diversificación de la dieta. Las 185 especies modernas son las que sobreviven actualmente de aquella radiación adaptativa, que, en total, probablemente dio lugar a unas 6000 especies.

El registro fósil conocido nos permite tan solo echar una breve ojeada a dicha radiación, unos trazos esquemáticos a lo sumo: por el momento hemos encontrado entre 60 y 180 especies de primates fósiles. Han sido reconocidos dos grupos ancestrales: los omomíidos, constituido por un conjunto de especies pequeñas, nocturnas y frugívoras que fueron probablemente los antecesores de los modernos társidos y los adápidos que eran diurnos, folívoros y frugívoros y antepasados probablemente de los lemúridos y los lorísidos. Las mayores incertezas se plantean acerca de la raíz de los antropoides: algunos antropólogos postulan que se produjo en el seno de los adápidos, otros que entre los omomíidos. En uno u otro caso el origen de los antropoides debería situarse entre hace 35 y 50 millones de años. Un argumento desarrollado recientemente sugiere que ninguno de ambos grupos es ancestral a los antropoides y la existencia de un tercero, del que sería un miembro *Algheripithecus minutus*, descubierto en Argelia y dado a conocer en mayo de 1992. Si esto es así, el esquema de la evolución de los primates debería situar el origen de los antropoides en una antigüedad cercana a los 60 millones de años.

Un rasgo bien sorprendente de la historia evolutiva de los antropoides es que mientras las especies modernas de monos del Viejo Mundo sobrepasan en número a los simios en una proporción de 10 a 1, hace 20 millones de años esta proporción era la inversa: el mioceno fue la Edad de los Simios.

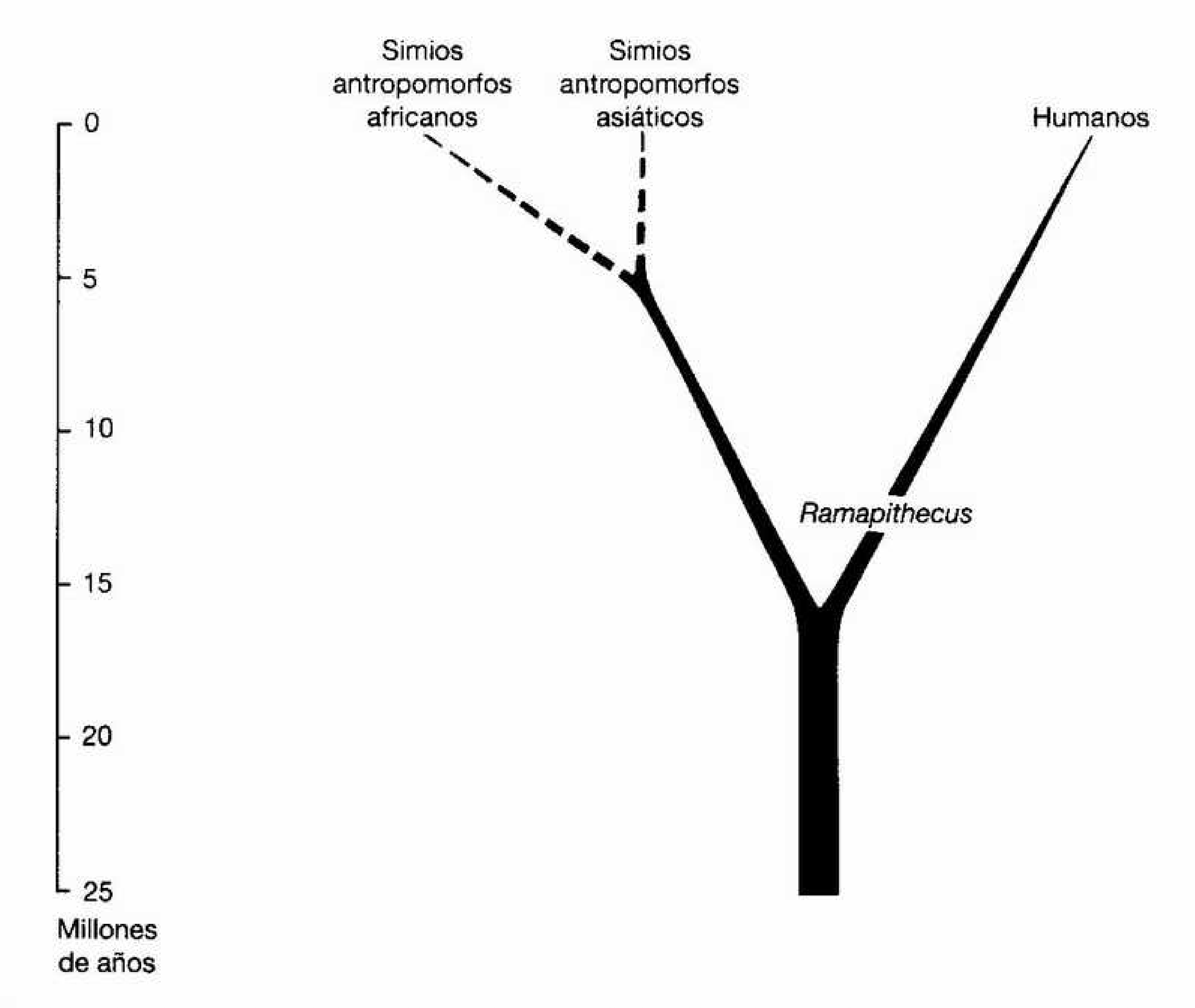
◀ **Tres interpretaciones de la evolución de los primates**. Existe una buena dosis de incerteza sobre el modelo de evolución de los primates. Hasta hace poco tiempo la mayor parte de las opiniones se repartían entre los esquemas (a) y (b) que presentan diferencias por lo que respecta al origen de los antropoides. Recientemente ha sido propuesto un tercer punto de vista —(c)— que postula un tercer grupo primitivo de primates, antecesor de los modernos antropoides.

X. PERSPECTIVAS MOLECULARES

La historia evolutiva de cualquier especie viviente se halla encriptada en sus genes. En principio, por tanto, debería ser posible reconstruir las filogenias —árboles genealógicos— accediendo de forma directa o indirecta a la información genética y comparando la de especies próximas. La antropología molecular —como se conoce la aplicación de este modo de aproximación a las cuestiones relacionadas con los orígenes de la humanidad— está aportando importantes contribuciones en dos aspectos. En primer lugar al proporcionar información acerca de la *forma* del árbol hominoide, lo que nos señala las relaciones existentes. Y, en segundo lugar, indicándonos *cuán largas son las ramas* lo que indica el tiempo que hace que los distintos linajes se han separado unos de otros. Este segundo aspecto incluye la cuestión de lo que se conoce como reloj molecular.

La interacción entre las pruebas moleculares de parentesco y las evidencias anatómicas que los antropólogos han venido utilizando tradicionalmente para reconstruir las filogenias ha suscitado con frecuencia un vivo debate y, en ocasiones, francas controversias. La razón estriba en que las inferencias que se derivan de estas líneas de investigación independientes han resultado, a menudo y en parte, contradictorias, tanto por lo que respecta a la forma de los árboles como en el conjunto del cómputo de los tiempos. En los últimos años se ha desarrollado un nuevo sistema de comparación, en el que los investigadores han tratado de averiguar que podían implicar tales disparidades con respecto a la naturaleza de sus distintos tipos de evidencias.

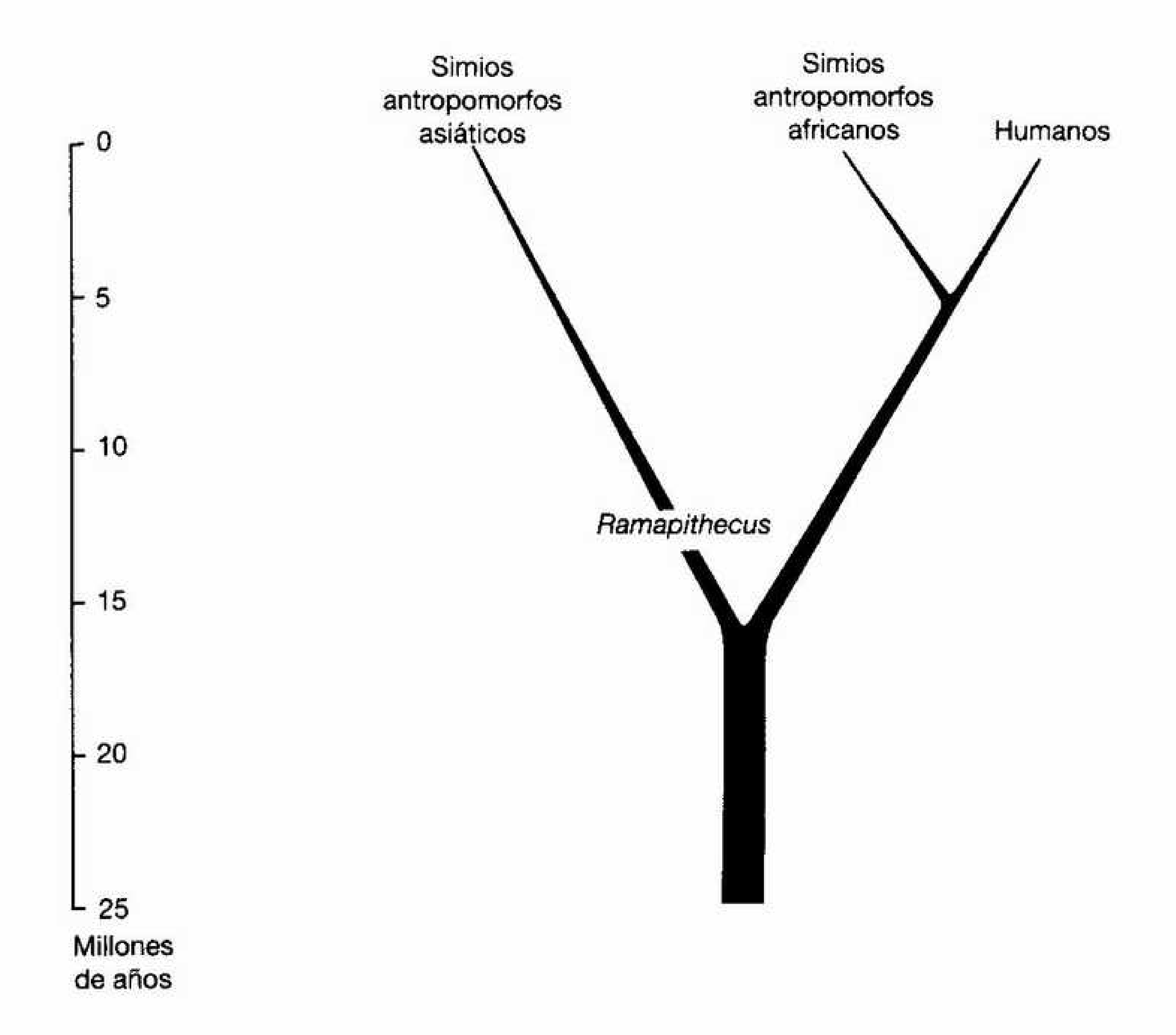
Emile Zuckerkandl y Linus Pauling fueron los primeros en sugerir, en 1962, que las pruebas biológicas moleculares —y especifi-



Datos premoleculares. Se creía que los antropomorfos africanos y asiáticos estaban estrechamente emparentados; los homínidos se separaron de los antropomorfos hace más de 15 millones de años, por la posición de *Ramapithecus*, como hipotético homínido primitivo.
Esquema que muestra el modelo de ramificación hipotético según se base en datos premoleculares (arriba) o postmoleculares (a la derecha).

camente las procedentes de las proteínas— podían constituir una poderosa herramienta para la construcción de árboles genealógicos. La propuesta se basaba en la asunción que una vez que un linaje se ha dividido en dos taxones separados, las mutaciones genéticas se irían acumulando invariable e independientemente en los genes de las dos nuevas líneas: cuanta más antigua fuera la separación más diferentes llegarían a ser sus genes.

Zuckerkandl y Pauling señalaron que no todos los genes acumulan mutaciones con la misma frecuencia, debido a las diferencias impuestas por la selección natural: el reloj molecular de cada gen tiene su propia velocidad, pero, eso sí, regular. O esto es lo que pensaban. Si el reloj molecular es metronómico —en un sentido estocástico— o varía dentro y entre los linajes es materia



Datos postmoleculares. Los antropomorfos asiáticos difieren de los africanos, que se separaron de los homínidos en época muy reciente (quizá hace cinco millones de años); por tanto, *Ramapithecus* no puede ser un homínido, porque vivió con anterioridad a la diferenciación entre antropomorfos africanos y homínidos

frecuente de debate entre los investigadores. Esta incerteza hace imperativo que cualquier potencial dato procedente del reloj molecular sea sometido a lo que se conoce como el test de tasa para asegurar que la comparación es legítima. Si los datos pasan el test, entonces la forma —y posiblemente la escala de tiempos— del árbol genealógico pueden ser inferidos.

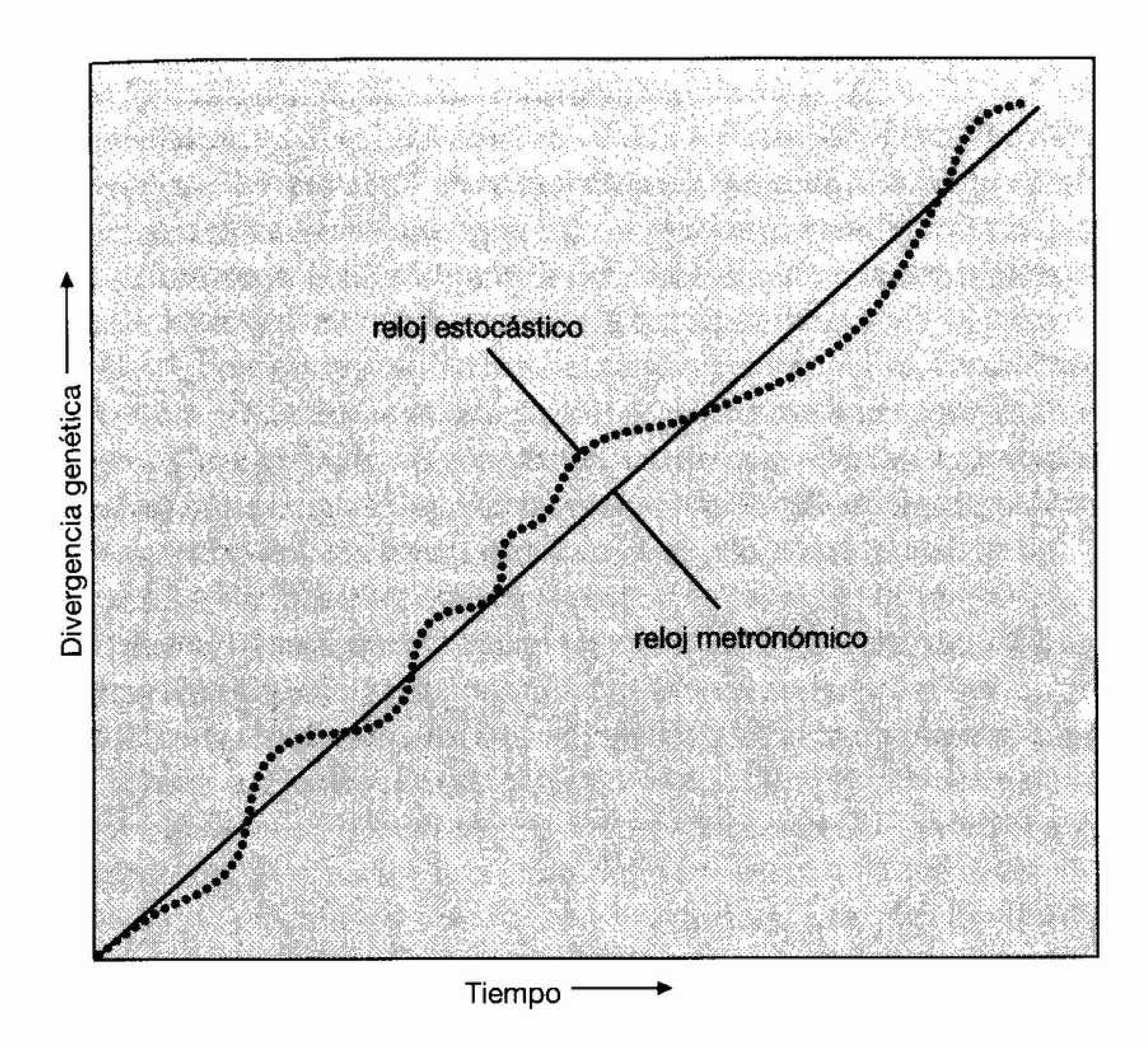
Morris Goodman de la Wayne State University fue un pionero de la moderna antropología molecular y en 1963 publicó los resultados de la comparación inmunológica de determinadas proteínas sanguíneas de los simios antropomorfos y el hombre. En aquella época los antropólogos consideraban que los tres grandes simios —chimpancé, gorila y orangután— formaban un grupo monofilético, estando los humanos genéticamente más distantes. Esta imagen se había desarrollado en los años cuarenta y cincuenta, en

contraposición a las primitivas conclusiones de Darwin y Huxley según las cuales los humanos y los simios antropomorfos africanos estaban estrechamente emparentados mientras que el gran simio asiático quedaba a parte. Sin embargo, cuando Goodman publicó las conclusiones de sus comparaciones inmunológicas los resultados favorecían claramente las interpretaciones de Darwin y Huxley y no la visión antropológica corriente. Este fue el primer encontronazo entre los protagonistas moleculares y antropológicos.

El siguiente se produjo 4 años más tarde, en 1967, cuando Allan Wilson y Vincent Sarich, de la Universidad de California, en Berkeley, aportaron algunos datos para el árbol filogenético de Goodman. Utilizando medidas de distancia genética procedentes de comparaciones de proteínas sanguíneas, Wilson y Sarich postulaban que el linaje humano y el de los simios antropomorfos africanos habían divergido hace unos 5 millones de años. El dato procedía de la comparación de la distancia genética entre dos de las especies en cuestión con la distancia con respecto a un grupo próximo de origen conocido en el registro geológico. En este caso el grupo de calibración fue el de los monos del Viejo Mundo, cuyo origen se situó hace 30 millones de años: la distancia genética entre los humanos y los simios antropomorfos africanos era aproximadamente una sexta parte de la distancia existente entre los humanos y los monos del Viejo Mundo, de donde se infieren los 5 millones de años. Este principio de calibración para el registro fósil es utilizado en todos los cálculos de reloj molecular.

Los antropólogos de aquella época creían que la separación entre los humanos y los grandes simios africanos se había producido hace entre unos 15 o 30 millones de años, en base al hipotético estatus del homínido *Ramapithecus*, un fósil que había sido encontrado en Pakistán y en varios otros lugares del Viejo Mundo. En consecuencia los 5 millones de años de Wilson y Sarich no fueron tenidos en cuenta.

Durante la siguiente década y media se acumularon más datos moleculares de distintas clases. Además de comparaciones inmunológicas algunos datos procedían también de la electroforesis de proteínas, de la secunciación de aminoácidos de proteínas, del mapado y secuenciación, mediante enzimas de restricción, del ADN mitocondrial y nuclear, y de la hibridación ADN-ADN. Casi sin

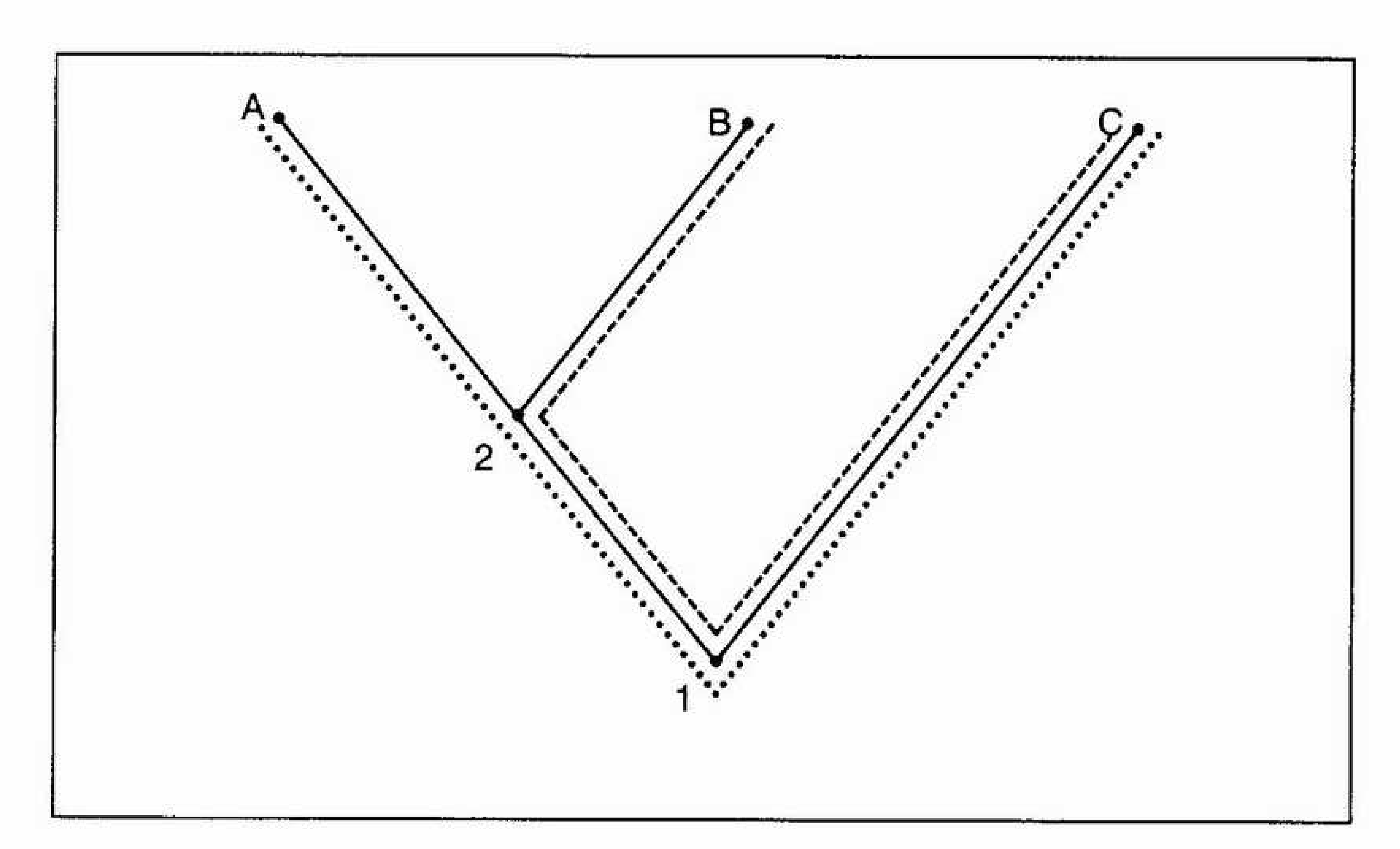


El reloj molecular. Si la mutación genética se produjera a un ritmo constante, entonces los biólogos podrían tener acceso a un reloj molecular «metronómico» completamente fiable. De hecho, la tasa de mutación para cada región particular del ADN fluctúa a lo largo del tiempo, lo que nos da un reloj molecular «estocástico». Comparando datos de divergencia genética procedentes de distintas regiones del ADN es posible en principio promediar tales fluctuaciones, lo que nos da un buen reloj promedio. Comoquiera que la técnica de la hibridación de ADN compara efectivamente todo el ADN de dos especies próximas, las fluctuaciones en la tasa de mutación en distintas partes del genoma son automáticamente promediadas.

excepción estos nuevos datos apoyaban el agrupamiento de los humanos y los simios africanos, y la situación más distante del orangután. Y, aunque las cifras exactas variaban de unos a otros, todos los datos moleculares situaban la separación entre los humanos y los simios africanos cerca de los 5 millones de años atrás. Con todo, muchos de los antropólogos de la época se resistían a aceptar aquellas conclusiones.

La tendencia cambió a principios de los ochenta, a raíz del descubrimiento y descripción de dos rostros fósiles bien preservados de *Sivapithecus*, uno en Turquía y otro en Pakistán y cuya principal implicación era que *Ramapithecus* no podía seguir siendo considerado como un homínido. Con *Ramapithecus* desposeído de su condición de homínido putativo, la comunidad antropológica empezaba a aceptar que la antigüedad de la divergencia entre los humanos y los simios antropomorfos africanos se acercaba más a los 5 millones de años que a los 15 millones de años de antigüedad.

La forma del árbol de los hominoides de acuerdo con las evidencias moleculares disponibles a principios de los ochenta era como sigue: los gibones se habían separado primero, hace unos 20 millones de años; el orangután el siguiente, hace unos 15 millones de años; los humanos vivientes, los chimpancés y los gorilas en una ramificación no resuelta, alrededor de 5 millones de años atrás. La



El test de tasa. El diagrama representa dos acontecimientos evolutivos. En 1 se produce una separación que conduce a la especie C por un lado y a un segundo linaje por otro. El segundo linaje se separa en el nodo 2, dando lugar a las especies A y B. El test de tasa afirma que si la tasa promedio de divergencia genética es la misma en todos los linajes, entonces la distancia genética entre las especies A y C (línea de puntos) debe ser la misma que la existente entre las especies B y C (línea llena). Si por el contrario la mutación genética decreciera en el linaje B, entonces la distancia genética entre B y C debería ser menor que la existente entre A y C.

ramificación de un linaje es algo biologicamente improbable y en este caso significaba que las épocas de las distintas divergencias se amontonaban tan estrechamente que ninguna de las técnicas era capaz de desentrañar la maraña con cierta verosimilitud.

Sin embargo, la mayoría de los morfólogos han aceptado ya desde los años sesenta la noción de un clado formado por los humanos y los simios africanos, con un clado constituido por los grandes simios africanos en su seno. Las espectativas entre los biólogos moleculares eran, por tanto, las de que sus datos pudieran confirmar este modelo con un antepasado común de los humanos y los simios africanos que se diferenciaba posteriormente para dar lugar al linaje humano por un lado y al linaje de los simios africanos por otro y cuya subsiguiente partición daría lugar a gorilas y chimpancés.

Por tanto constituyó una cierta sorpresa la publicación en 1984, por parte de Charles Sibley y Jon Ahlquist, entonces en la Universidad de Yale, de datos de hibridación de ADN-ADN que implicaban claramente una relación más estrecha de los chimpancés con los humanos que no con los gorilas. Los gorilas habían evolucionado a partir del antepasado humano/simios africanos, concluían, entre 8 y 10 millones de años atrás, dejando a los humanos y a los chimpancés compartiendo una línea ancestral por algún tiempo más, ya que su separación se habría producido entre hace 6,3 y 7,7 millones de años.

La técnica de la hibridación ADN-ADN compara efectivamente todo el genoma de una especie con el genoma de otra. Cualquier diferencia existente entre ambos tendrá como consecuencia una reducción de la interacción de los filamentos de ADN en las condiciones experimentales, lo cual puede ser medido y traducido a distancia genética. La fuerza potencial de esta técnica radica en el tratamiento promedio de cifras muy grandes: el genoma humano —descartando las secuencias múltiples repetidas, que son eliminadas en el experimento— alcanza los dos mil millones de bases. Aunque la técnica no puede revelar que ha cambiado exactamente en el ADN de las dos especies sometidas a comparación, es capaz en principio de reflejar virtualmente cualquier cambio de bases que haya tenido lugar. La fiabilidad de la técnica es, en la práctica, objeto de discusión por parte de algunos científicos,

igual que la calidad de algunos de los datos aportados por Sibley y Ahlquist.

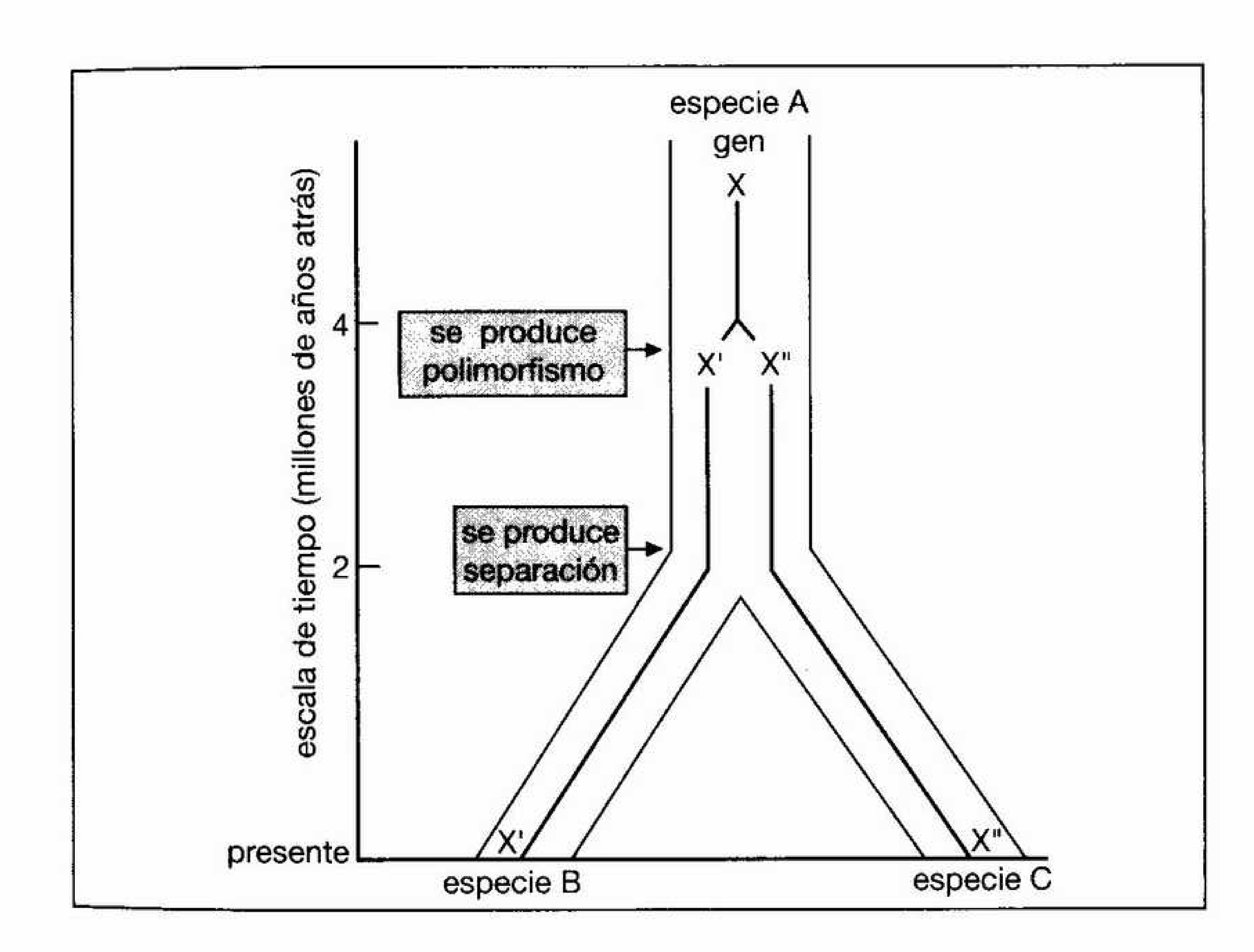
Reparos sobre la fiabilidad de la hibridación ADN-ADN aparte, la docena aproximada de publicaciones de varios tipos de datos moleculares que vieron la luz en los siguientes ocho años apoyaban la suposición de una asociación humanos/chimpancé por una mayoría de más de 2 a 1. Sibley y Ahlquist triplicaron el volumen de sus datos de hibridación de ADN-ADN y en 1987 volvieron, todavía con más fuerza, en apoyo de su conclusión original, si bien con datos ligeramente diferentes. Un resultado que fue confirmado posteriormente por Jeffrey Powell, de la Universidad de Yale, quién utilizó asimismo la hibridación del ADN.

Un conjunto de datos moleculares es el publicado por Goodman y sus colaboradores en 1987 que estudió la secuencia —de 7100 bases de longitud— de una región del locus del gen de la betaglobina en los hominoides. Tal número de bases suponía la mayor secuencia comparada y de acuerdo con algunos teóricos excedía significativamente el número requerido para aportar conclusiones filogenéticas fiables. Los datos del estudio de secuencias permiten saber exactamente qué es lo que ha cambiado en el ADN lo que permite la construcción del árbol filogenético tratando de establecer la ruta más corta hasta la secuencia ancestral, en una técnica de trabajo denominada de análisis de parsimonia. Para Goodman y sus colegas, dicha técnica favorecía la asociación humanos/chimpancés con respecto a la asociación chimpancés/gorilas en una proporción aproximada de 3 a 1.

Otro importante conjunto de datos fue publicado en 1991 por Maryellen Ruvolo, de la Universidad de Harvard, y cuatro colegas sobre secuencias de ADN mitocondrial, específicamente de la subunidad II de la citocromo oxidasa. Comparando las casi 700 bases de la sección secuenciada de humanos, grandes simios y monos arborícolas aquel grupo de investigadores infería una clara indicación de la asociación humanos/chimpancés. Los datos también indicaban que el antepasado común de los humanos y los chimpancés siguió existiendo por una relativo largo tiempo después de la separación del gorila y antes de que el mismo se diferenciara. Sin embargo la interpretación de estos datos y otros similares no permite establecer unas conclusiones tan claras acerca de las relacio-

nes entre los humanos y los simios africanos como se había imaginado en un principio.

Una fuente de confusión es, por ejemplo, la relativa a las posibles diferencias entre árboles de especies y árboles de genes. Un árbol de especies describe la historia evolutiva de las especies; es decir, la verdadera filogenia. Si todos los genes de dos especies hijas empezaran a diverger sólo cuando ambas poblaciones hubieran divergido, entonces el árbol de genes sería idéntico al árbol de especies. Sin embargo, este no es siempre el caso. Los genes a menudo desarrollan variantes (polimorfismos) en el seno de una población; si, cuando se fragmenta una población, una variante va a



Árboles de especies y árboles de genes. Un gen X en una especie A sufre polimorfismo, lo que produce las variantes X' y X", que continúan acumulando diferencias en su seno. Algo después tiene lugar un acontecimiento de especiación, dando lugar a las especies B y C. Por circunstancias diversas, la variante génica X' predomina en la especie B, mientras que la variante X" predomina en la especie C. Una comparación entre las diferencias existentes entre X' y X" podría sobrestimar el tiempo que hace que divergieron las especies hijas B y C. En otras palabras, el árbol génico es más viejo que el de especies.

parar principalmente a una subpoblación y la otra variante a la segunda subpoblación, el mapa genético puede ser confuso, ya que en este caso el árbol que se obtiene del estudio de los genes indica una divergencia más antigua que la que ha tenido lugar realmente. Con este y otros problemas todavía sin resolver en la filogenia de los humanos/simios, la ramificación simple en tres fases sigue siendo una posibilidad.

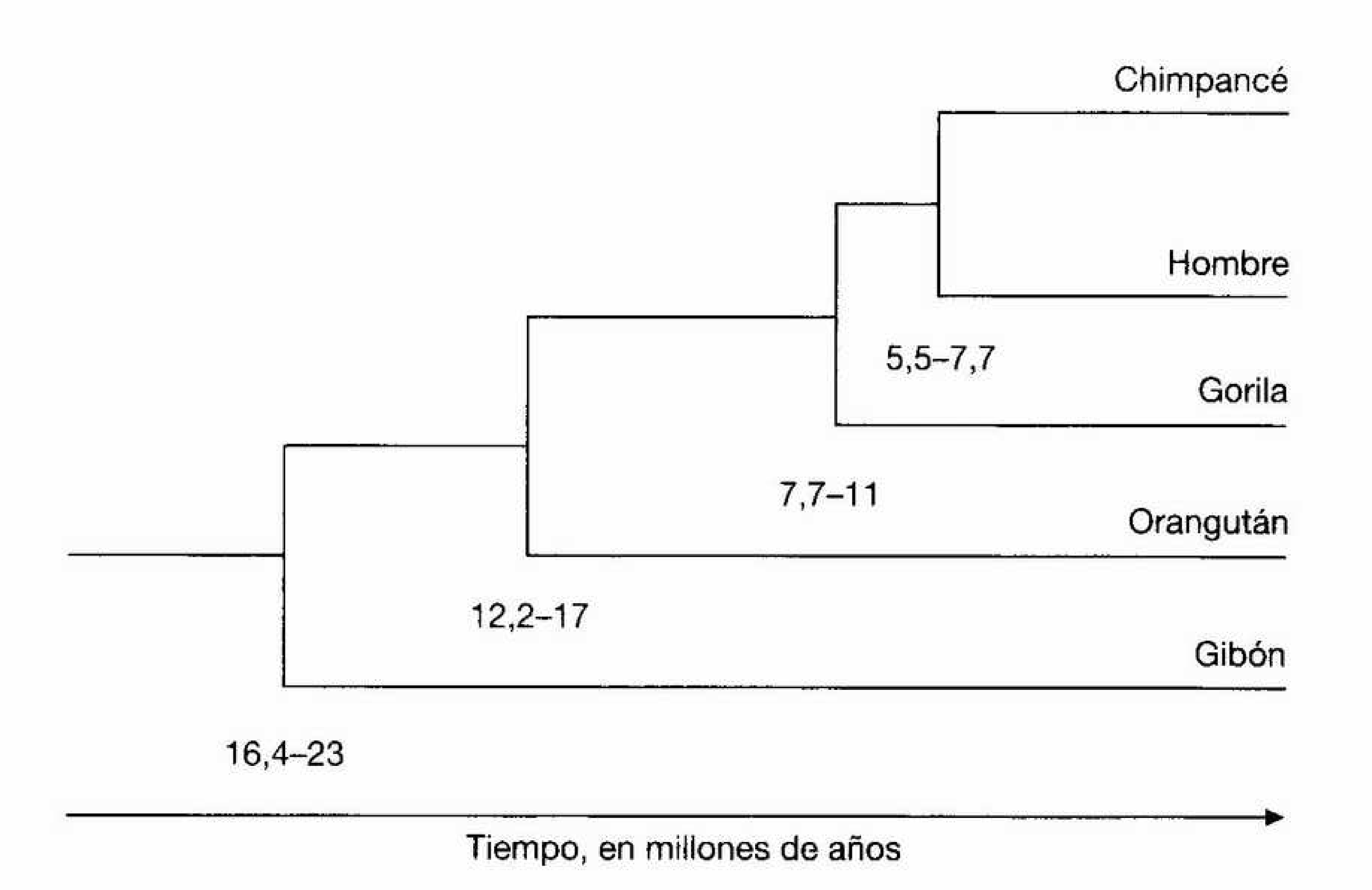
Los antropólogos, sin embargo, han tratado de ir más allá en el escrutinio de las pruebas anatómicas con respecto a las relaciones existentes entre los hominoides. Una de las investigaciones llevadas a cabo, como la que tuvo lugar en los años cuarenta y cincuenta, afirmaba que los grandes simios constituían un grupo monofilético, excluyendo a los humanos de una relación especialmente estrecha con los chimpancés y los gorilas. Otra sugería que los humanos estaban estrechamente emparentados con los orangutanes, y en cambio más separados de los simios africanos. Sin embargo la mayoría de antropólogos están de acuerdo con la idea de un clado constituido por los humanos y los simios africanos, en el que los chimpancés y los gorilas estarían, sin embargo, especialmente próximos. Así, por ejemplo, en un análisis cladístico de los hominoides, Lawrence Martin de la State University de Nueva York, en Stony Brook, concluía que dos complejos principales de caracteres unían desigualmente a los simios africanos. Tales complejos son la adaptación a andar con los nudillos y el modo de desarrollo y la estructura del esmalte de los molares.

Peter Andrews del British Museum (Natural History), ha coincidido recientemente con Martin en otro análisis cladístico, en este caso con datos tanto morfológicos como moleculares. Andrews y Martin han restringido a propósito la naturaleza de los datos: específicamente, la secuencia de aminoácidos de proteínas y la secuencia del ADN. Los datos procedentes de la hibridación ADN-ADN, de las comparaciones inmunológicas o de la electroforesis de proteínas, por ejemplo, no pueden ser utilizados cladisticamente debido a que no es posible conocer exactamente que es lo que ha cambiado de unas moléculas a otras. Tales datos proporcionan únicamente medidas de la distancia genética, pero no específicamente caracteres cuya polaridad pueda ser analizada (véase el capítulo VII).

Las conclusiones de Andrews y Martin son intrigantes y de difícil interpretación. Por ejemplo, aunque el análisis cladístico de los datos morfológicos vuelve a relacionar estrechamente a los chimpancés con los gorilas, los apoyos para la existencia de un clado constituido por los humanos y los simios africanos son sorprendentemente débiles. Por el contrario, las pruebas moleculares sugieren fuertemente la existencia de este clado, en el seno del cual los humanos y los chimpancés estarían fuertemente unidos. Algún conjunto de datos —moleculares o anatómicos— han debido ser mal interpretados de una forma u otra. Andrews y Martin señalan, con respecto a los datos moleculares, que sea cual sea la forma del árbol humanos/chimpancés/gorilas seleccionada aparece un sorprendente alto grado de evolución paralela (homoplasia), mucho mayor de la que sería de esperar por razones meramente estadísticas. Por el momento su significado permanece oscuro.

Si la asociación humanos/chimpancés es correcta, entonces es posible hacer algunas implicaciones con respecto al antepasado de los humanos y los simios africanos, y especialmente por lo que afecta a su modo de locomoción. La noción de que los chimpancés y los gorilas puedan haber desarrollado independientemente la costumbre de andar con los nudillos a partir de un antepasado que no lo hacía resulta inaceptable para muchos anatomistas, simplemente porque ello implica un muy complejo conjunto de adaptaciones anatómicas: en consecuencia es improbable que haya evolucionado por dos veces.

La alternativa —que el antepasado común de los humanos y de los grandes simios africanos anduviera ya sobre los nudillos y que tal adaptación se hubiera perdido en la línea que condujo a los humanos— resulta igualmente difícil de aceptar. La mayor parte de anatomistas que han estudiado el tema no han encontrado vestigios de tal modo de andar en la anatomía de los homínidos vivos o fósiles. Sin embargo, si los humanos están tan especialmente unidos a los chimpancés como las pruebas moleculares parecen indicar, una de ambas alternativas debe ser correcta. Se trata de un tremendo reto que debe resolver la anatomía comparada. Debe señalarse, no obstante, que un morfólogo, Colin Groves de la Australian National University, emparenta a los humanos y los chimpancés en su análisis de los datos anatómicos.



Árbol con datos moleculares. Los resultados procedentes de la hibridación del ADN nos ofrecen una gama de datos acerca de los orígenes evolutivos de los hominoides. Aunque otras técnicas genéticas nos proporcionan actualmente árboles de formas parecidas, ningún otro nos indica un intervalo tan largo de tiempo para la divergencia entre el gorila y la subsiguiente divergencia chimpancé/hombre.

Tal como ya hemos señalado en el capítulo VII, en los más tradicionales textos de la antropología los humanos y sus antepasados directos eran clasificados formalmente en la familia Hominidae, mientras que los grandes simios lo eran en una familia a parte, Pongidae. Goodman desafió dicha clasificación en su artículo de 1963 argumentando que ya que los humanos, los chimpancés y los gorilas formaban un grupo natural debían ser clasificados, todos, en la misma familia, la de los Hominidae, permaneciendo entonces el orangután como el único miembro de la familia Pongidae. Dadas las implicaciones que se derivan de los datos moleculares acumulados en los últimos años, Goodman sugiere actualmente que la clasificación debe reflejar una relación aún más estrecha entre los humanos y los simios africanos. Los humanos, los chimpancés y los gorilas serían miembros de la subfamilia de los Homininae, mientras que el orangután sería el único miembro de la subfamilia de los Ponginae, formando ambas subfamilias la familia Hominidae.

Racionalizaciones similares han sido sugeridas por algunos antropólogos, entre los cuales Andrews y Martin, aunque difieren en los detalles. La mayoría de los antropólogos, sin embargo, se muestran reacios a forzar a los humanos a compartir el estatus familiar —o incluso el subfamiliar— con otras especies vivientes, en una resistencia que refleja las actitudes con respecto a la singularidad de *Homo sapiens*. El debate tiene que ver con la cuestión (véase el capítulo VII) acerca de la medida en que la clasificación debe reflejar la genealogía frente a la adaptación.

LOS HUMANOS COMO ANIMALES

XI. CUERPOS, CEREBROS Y ENERGÍA

Este capítulo trata de la influencia del tamaño —del cerebro y del cuerpo— sobre las variables que afectan el ciclo biológico y la ecología del comportamiento. Las variables relativas al ciclo biológico son aquellos factores que describen de qué modo los individuos de las especies proceden desde la infancia hasta la madurez y la muerte y las estrategias relativas a la producción de descendencia. Veremos por qué los homínidos con sus grandes cuerpos tienen muchas más opciones en términos de dieta y gama alimentaria, sociabilidad, mayor capacidad cerebral, etc. que, pongamos por caso, el diminuto lemur ratón.

En 1978 el ecólogo de Princeton Henry Horn encerró la gama de potenciales opciones ecológicas en la formulación de estas preguntas: «En el juego de la vida un animal apuesta su descendencia frente a un ambiente más o menos caprichoso. El juego continúa si la descendencia vive para jugar otra ronda. ¿Cuál es la estrategia táctica apropiada para ganar este juego? ¿Cuánta descendencia es necesaria? ¿A que edad deben parirse? ¿Deben darse a luz en una gran hornada o espaciadamente a lo largo de una larga vida? ¿Los descendientes de una hornada particular deben ser pocos y fuertes o numerosos y débiles? ¿Deben los padres ser pródigos en el cuidado de su descendencia? ¿Deben los padres ser pródigos en su propio cuidado para sobrevivir y reproducirse de nuevo? ¿Deben los jóvenes crecer como en una familia o deben dispersarse sobre el terreno desde edades tempranas en una búsqueda independiente de su propia suerte?»

En respuesta a estos retos el reino animal en su conjunto ha respondido con una vasto espectro de estrategias, desde aquellas especies (las ostras, por ejemplo) que producen millones de des-

cendientes en una vida y a los que no se prodigan cuidados paternos, hasta especies (como los elefantes) que producen tan sólo a lo largo de toda una vida un puñado de descendientes, cada uno de los cuales nace por separado y es objeto de intensos y extensivos cuidados parentales. En el primer caso el potencial reproductor de un solo individuo es enorme, aunque habitualmente es cercenado por la fuerza del ambiente; en el segundo caso es pequeño.

Por su naturaleza los mamíferos están limitados por lo que respecta a la gama de ciclos biológicos que les son posibles: las madres mamífero están limitadas con relación al número de descendientes que pueden dar a luz y amamantar satisfactoriamente y sin embargo su tasa reproductora puede ser relativamente elevada si tiene lugar más de una camada cada año durante una vida de varios años.

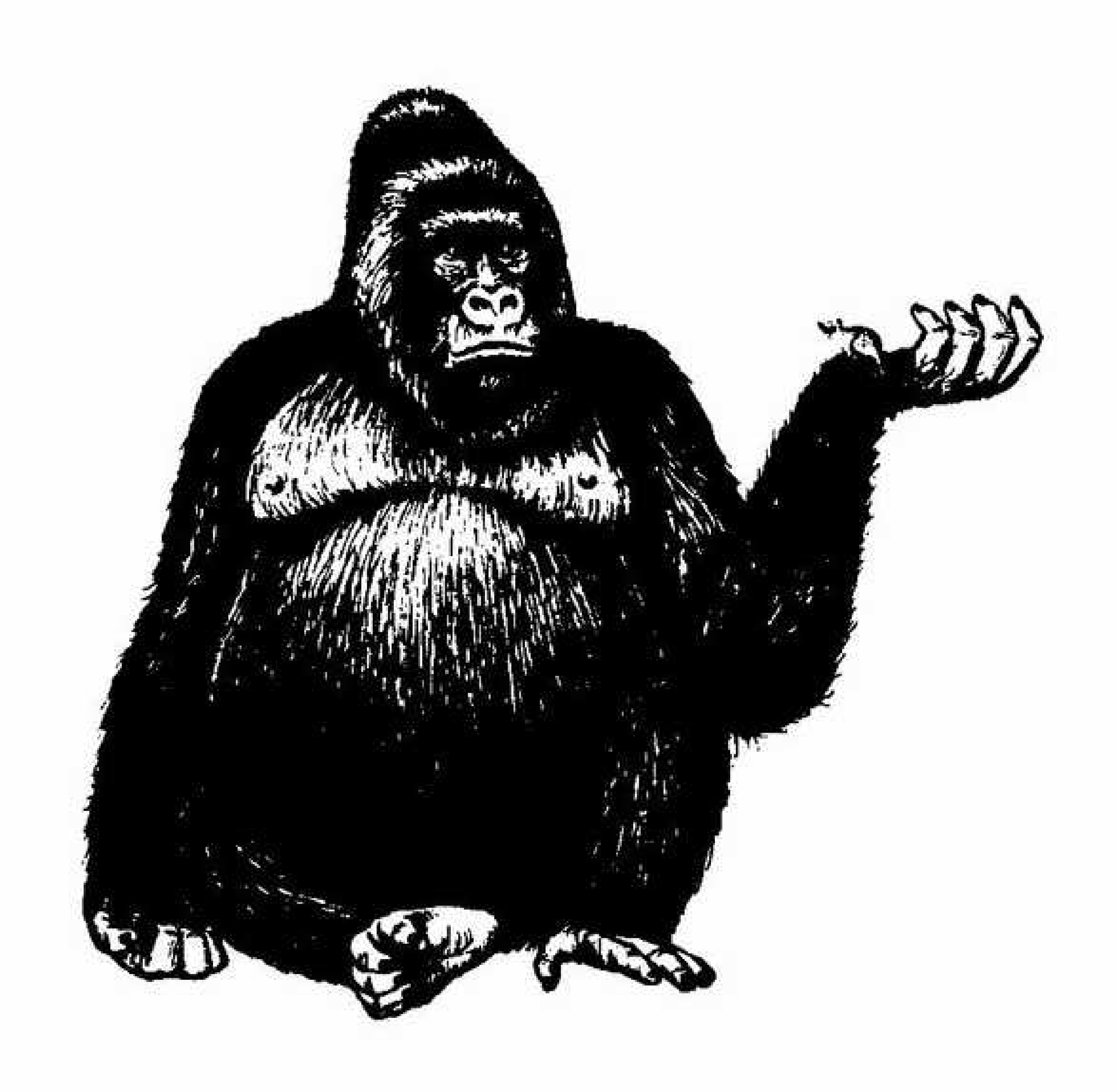
En el orden de los Primates la tasa reproductora es baja en comparación con el conjunto de los mamíferos, estando las camadas reducidas a una sola cría en la mayoría de las especies. En el lenguaje de la biología de las poblaciones los Primates —se dice, en consecuencia— siguen la estrategia de la *K*. (En cambio de aquellas especies con elevadas tasas reproductoras se dice que siguen la estrategia de la *r*). Y entre todos los Primates, los humanos son la especie con una selección *K* más fuerte.

Dentro del conjunto de los Primates sin embargo hay una amplia gama de ciclos biológicos diferentes, tal y como los biólogos Paul Harvey, Robert Martin y Tim Clutton-Brock han señalado recientemente. Las hembras adultas de lemur ratón (la especie más pequeña de primate) pueden producir probablemente una o dos camadas de dos o tres crías cada año, mientras que los jóvenes pueden ser a su vez progenitores un año después de su nacimiento. En el otro extremo, las hembras de gorila (la especie de primate de mayor tamaño) tienen una única cría cada 4 o 5 años, mientras que los jóvenes no pueden reproducirse hasta que tienen unos 10 años de edad.

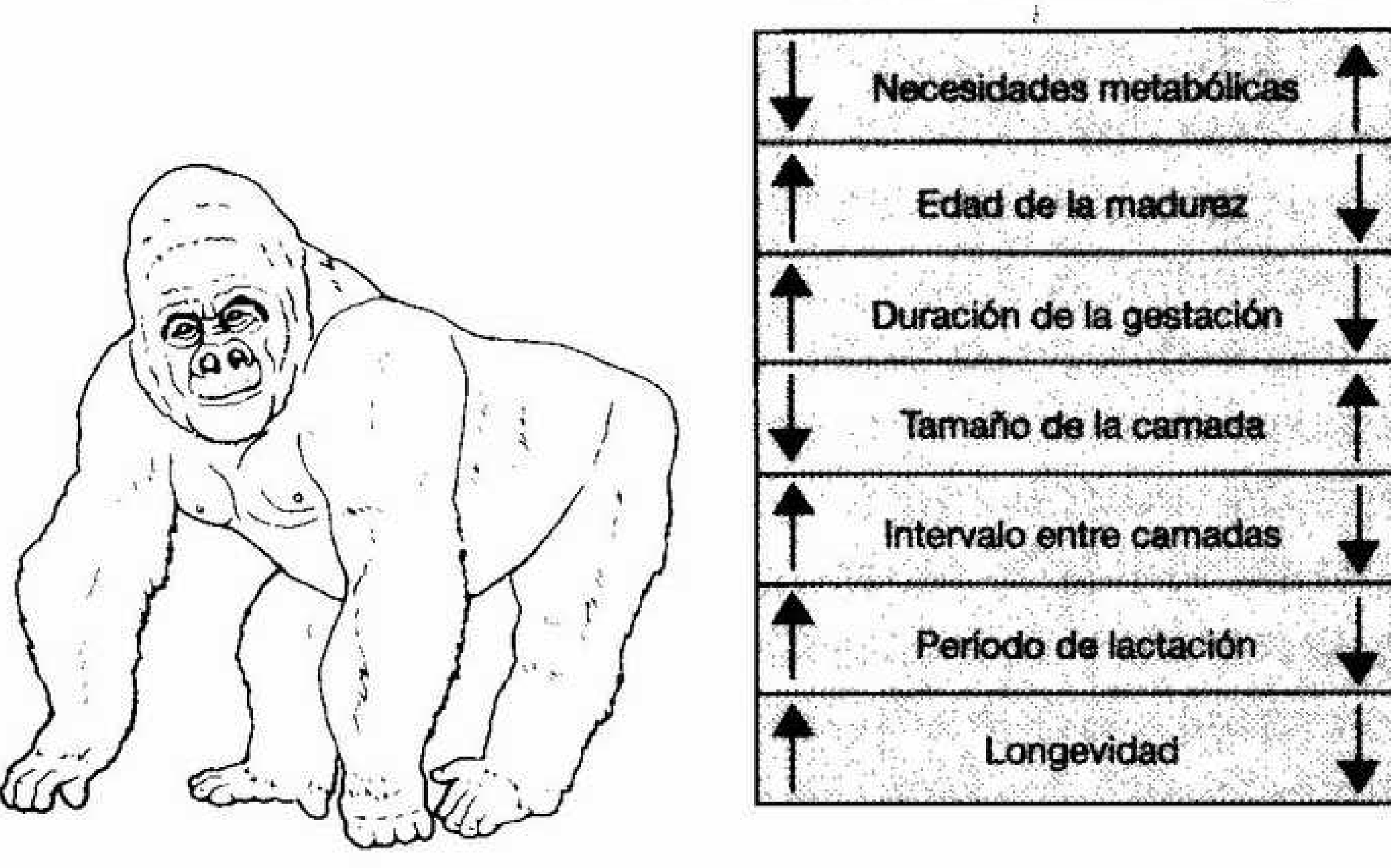
En términos de potencial reproductor la hembra del lemur ratón (que pesa 80 gramos) puede dar lugar a 10 millones de descendientes en el tiempo que tarda una hembra de gorila (que pesa 93 kg) en producir uno solo. «Tales diferencias entre especies han evolucionado presumiblemente como adaptaciones para explotar diferentes nichos ecológicos» señalan Harvey y sus colegas. «Cada nicho está asociado a un particular tamaño corporal, dictado en parte por la habilidad del animal para obtener y procesar fuentes alimenticias adecuadas».

El éxito en términos darvinianos simples es medido habitualmente en relación con la eficacia reproductora, la cual viene determinada por una serie de componentes interrrelacionados del ciclo biológico. Entre estos factores cabe citar la edad en que se alcanza la madurez, la duración de la gestación, el tamaño de la camada, la duración del período de lactancia, el intervalo entre dos alumbramientos consecutivos y la longevidad.

Algunas especies viven vidas «rápidas»: dentro de vidas relativamente cortas, maduran rápidamente, produciendo grandes camadas tras períodos de gestación relativamente cortos, seguidos de rápidos destetes. El resultado es una tasa reproductiva grande.



Diferencia de tamaño corporal. El gorila y el lemur ratón son el mayor y el más pequeño de los primates; las hembras de ambas especies pesan, respectivamente, 93 kg y 80 gramos. Tales diferencias en el tamaño corporal tienen numerosas implicaciones en la ecología conductual y social de las especies. Una de las más extremas es la tasa reproductora: la hembra del lemur ratón puede alcanzar la madurez y —teóricamente— producir 10 millones de descendientes en el tiempo que la hembra gorila produce tan sólo uno.





Factores del ciclo biológico. El tamaño corporal afecta una amplia variedad de factores relacionados con el ciclo biológico, tal como se ilustra aquí. Por ejemplo, un primate grande puede tener una larga vida, alcanzar tardíamente la madurez, largos períodos de gestación y de lactancia, así como largos períodos de tiempo entre dos camadas consecutivas, al tiempo que las camadas son pequeñas (constituidas ordinariamente por una sola cría) y los requerimientos metabólicos bajos.

En cambio, otras especies viven vidas «lentas»: con una longevidad elevada, alcanzan tardíamente la madurez, producen camadas reducidas (de una sola cría) después de largos períodos de gestación, a los que siguen períodos de lactancia igualmente prolongados. En este caso las tasas de reproducción son bajas.

Tal como es de esperar la mejor predicción, frente a una especie determinada, de si su vida es rápida o lenta es su tamaño corporal: las especies pequeñas viven vidas rápidas, las especies grandes, vidas lentas. Comoquiera que la tasa reproductora es mayor en las especies que viven vidas rápidas podría esperarse que todas las especies fueran pequeñas. Que algunas especies sean grandes implica que obtienen beneficios de su mayor tamaño, los cuales compensan una tasa reproductiva reducida.

Tales beneficios pueden incluir (para un carnívoro) un espectro distinto de especies de presas o (para una potencial presa) me-

jores defensas frente a los predadores. Otro beneficio potencial del aumento del tamaño corporal es la capacidad para subsistir con recursos alimenticios de peor calidad. La razón estriba en que los requerimientos energéticos basales aumentan sólo en un 0,75 con respecto al aumento del tamaño corporal; en otras palabras, a medida que el cuerpo aumenta, la energía basal requerida por *kilogramo de peso corporal* decrece, según una relación conocida con el nombre de curva de Kleiber. Esta es la razón por la cual el lemur ratón debe alimentarse de insectos y gomas ricos en energía, mientras que el gorila puede subsistir con follaje, menos energético. Otro beneficio potencial del incremento del tamaño es la mejora de la eficacia termoreguladora.

La estrecha, por lo general, relación entre el tamaño corporal y el valor de distintos componentes del ciclo biológico es la consecuencia de determinados límites geométricos y bioenergéticos. El resultado es que, dado un determinado aumento corporal, es predecible un cambio más o menos grande en, digamos, la duración de la gestación y en la edad de la madurez reproductora. En consecuencia, para cada variable del ciclo biológico la representación logarítmica de los valores de la variable y del tamaño corporal permite dibujar una línea recta, con un exponente o factor particular, en cada caso, que describe la relación existente entre ambos (0,75 para las necesidades energéticas basales, 0,37 para el intervalo entre dos alumbramientos sucesivos (en los primates), 0,56 para la edad de finalización de la lactancia, etc.). En realidad este tipo de resultados de la comparación entre especies en relación con el tamaño corporal nos llevan a considerar el tamaño de determinados órganos significativos —del cerebro, por ejemplo— en relación con el tamaño del cuerpo. De otra manera, a considerar si determinadas características pueden predecirse en base al tamaño corporal.

Si limitaciones constructivas determinaran los factores del ciclo biológico, entonces cualquier especie podría equivaler a otra *si se tiene en cuenta la masa corporal*, y todas las cifras de cada variable del ciclo biológico formarían apropiadas líneas rectas. De hecho los valores individuales a menudo quedan por encima o por debajo de la línea, indicando un alto grado de variación de los ciclos biológicos. Es esta variación la que revela la estrategia adap-

tativa de una especie individual (o, más frecuentemente, de un grupo de especies próximas).

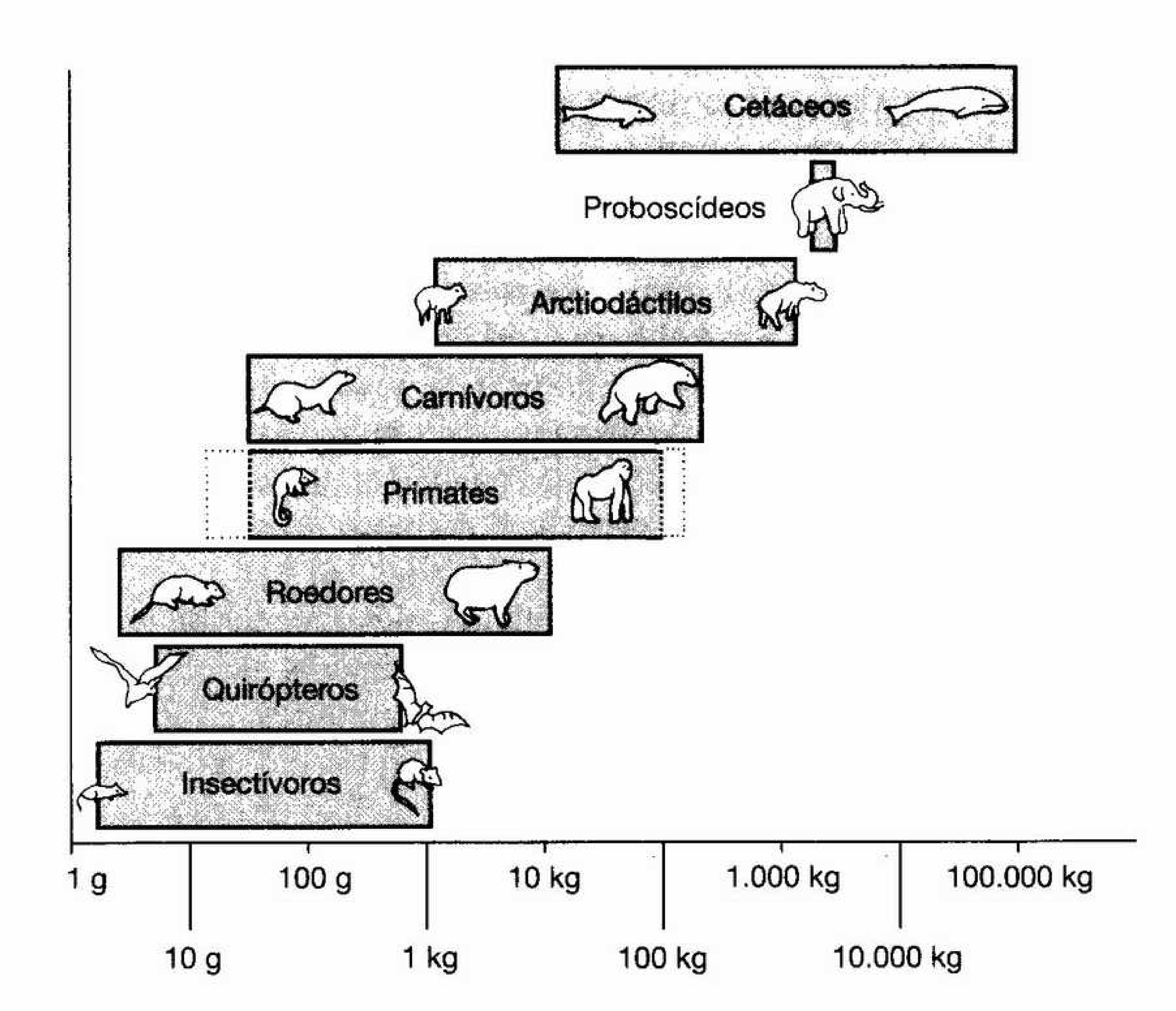
En los últimos años los investigadores han puesto de manifiesto que, además del tamaño corporal, el tamaño del cerebro está también fuertemente correlacionado con determinados componentes de los ciclos biológicos, en algunos casos en mucho mayor medida que el tamaño corporal.

En el conjunto de los mamíferos existe una importante dicotomía por lo que respecta a la estrategia del desarrollo con importantes implicaciones sobre los ciclos biológicos: se trata de la dicotomía altricidad/precocidad. Las especies altrices producen jóvenes extremadamente inmaduros, incapaces de alimentarse y sobrevivir por ellos mismos, mientras que los jóvenes de las especies precoces, por su parte, son relativamente maduros y pueden, hasta cierto punto, valerse por sí mismos.

Entre los componentes del ciclo biológico asociados de forma crítica con la altricidad y la precocidad cabe destacar la duración de la gestación. En las especies altrices la gestación es corta y el tamaño cerebral al nacer, pequeño. En cambio en las precoces aquel período es relativamente largo, y los cerebros de los neonatos grandes, aunque no existe, sin embargo, ninguna diferencia significativa entre los cerebros *adultos* de las especies altrices y las precoces. Los Primates como grupo son precoces pero *Homo sapiens* es una excepción al haber desarrollado una altricidad secundaria y un cerebro inusualmente grande (véase el capítulo XXVIII).

Además de la distinción entre vidas rápidas y lentas de acuerdo con el tamaño corporal, la vida de algunas especies puede ser más corta o más larga *con respecto a su tamaño corporal.* Tales desviaciones han sido explicadas tradicionalmente en términos de estrategias de la *K* y estrategias de la *r*. De acuerdo con dicha teoría, los ambientes inestables en términos de disponibilidad de recursos alimentarios (es decir, sujetos a altibajos) favorecen la selección-*r*: vidas rápidas y tasas reproductivas elevadas. En cambio, los ambientes estables (una característica que implica capacidad y aguda competencia) favorecen la selección-*K*: vidas lentas, tasas reproductoras bajas y elevada eficacia competitiva.

Tal como ya hemos señalado anteriormente los Primates están



Comparación del tamaño corporal. Los primates ocupan —entre los mamíferos— una posición intermedia por lo que respecta al tamaño corporal. Sin embargo, la biología de los hominoides es la biología de los grandes mamíferos. La mayoría de las especies de mamíferos se concentran en los grupos de los Roedores, los Quirópteros y los Insectívoros, todos ellos pequeños.

cercanos al extremo de la selección-*K* en el conjunto del espectro de todos los mamíferos, aunque algunos primates siguen menos la estrategia de la *K* que otros. Así por ejemplo, Caroline Ross ha puesto de relieve recientemente que, si tenemos en cuenta el tamaño corporal, las especies de primates que viven en ambientes impredecibles tienen tasas reproductoras más elevadas que aquellas que viven en ambientes más estables.

Un segundo factor que influye sobre la rapidez o lentitud de la vida con respecto al tamaño corporal ha sido identificado recientemente por Paul Harvey y Daniel Promislow. En un estudio llevado a cabo con 48 especies de mamíferos, Promislow y Harvey encontraron que «aquellas especies que presentaban tasas de

mortalidad más altas de lo esperado, tenían períodos de gestación más cortos, crías más pequeñas, camadas mayores así como edades de destete y de madurez más precoces». En otras palabras, las especies que sufren mayores tasas de mortalidad natural viven más rápido. «La razón es que las especies con mayores tasas de mortalidad es menos probable que sobrevivan y alcancen el siguiente período reproductivo siendo entonces seleccionadas a pagar un mayor coste, asociado con su reproducción más temprana».

Podemos preguntarnos, ¿la vida vivida tan lentamente por *Homo sapiens* implica que ha evolucionado a partir de un antecesor que experimentó niveles muy bajos de mortalidad?

Dado que la mayoría de los mamíferos miden menos de 32 cm de longitud, los homínidos —incluidas las primeras especies, pequeñas— deben catalogarse como grandes mamíferos. El homínido más antiguo conocido, *Australopithecus afarensis*, presentaba una talla que oscila 1 metro (hembras) y 1,7 metros (machos), con un peso entre 30 y 65 kilogramos. Estas proporciones generales persistieron hasta hace unos 1,5 millones de años con la evolución de *Homo erectus* que alcanzó una estatura de 1,8 metros (con unas diferencias entre machos y hembras mucho más reducidas).

Conociendo estas proporciones corporales genéricas y las estimas del tamaño cerebral es posible formular estimas acerca de distintos componentes del ciclo biológico de las primeras especies de homínidos, a partir, asimismo, de lo que se sabe de la única especie de homínido viviente, *Homo sapiens*. Seguramente los homínidos vivieron vidas lentas, en términos de variables de ciclos biológicos, con algunas distorsiones eventualmente producidas en algunos casos por grandes incrementos de la capacidad cerebral (véase el capítulo XXVIII).

Es posible además identificar distintos caracteres de comportamiento ecológico que podrían estar asimismo asociados con el tamaño corporal grande tal como ha señalado recientemente el antropólogo de la Universidad de Cambridge, Robert Foley. Por ejemplo, la panoplia dietética podría ser amplia, la gama de actividad diurna y de territorios, mayor, así como también más elevada la movilidad, y las relaciones predador-presa distintas con respecto a las sostenidas por primates más pequeños; al tiempo que la termorregulación podría haberse visto mejorada, aumentada

	Estrategia de la *r*	**Estrategia de la *K***
Clima	Variable y/o impredecible. Incierto	Bastante constante y/o predecible. Más seguro.
Mortalidad	A menudo catastrófica; no direccional. Independiente de la densidad	Más direccional, dependiente de la densidad
Supervivencia	Elevada mortalidad juvenil	Mortalidad más constante
Tamaño de la población	Variable en el tiempo, sin equilibrio; usualmente muy por debajo de la capacidad ambiental; comunidades insaturadas o con espacios no colonizados. Vacíos ecológicos. Recolonizaciones anuales	Bastante constante en el tiempo. Equilibrado. Al límite o próximo al límite de la capacidad ambiental; comunidades saturadas. Recolonizaciones innecesarias
Competencia intra- e interespecífica	Variable, a menudo laxa	De ordinario fuerte
La selección favorece:	• Rápido desarrollo • Elevada tasa máxima de incremento: r_{max} • Reproducción pronta • Tamaño corporal pequeño • Reproducción única • Numerosas crías pequeñas	• Desarrollo lento • Mayor capacidad competitiva • Reproducción retardada • Tamaño corporal grande • Reproducción repetida • Menos crías y mayores
Longevidad	Corta; de ordinario inferior a 1 año	Larga; de ordinario mayor de 1 año
Conduce a	Productividad	Eficiencia

Características de la selección *r* y *K*. Las especies que siguen la estrategia de la *r* (como las ostras, por ejemplo) viven vidas de alto riesgo y se ven más afectadas por los factores externos que por la competencia en el seno de las poblaciones. En cambio las especies sujetas a la selección *K* persiguen estrategias de bajo riesgo en las que la competición intraespecífica es un importante factor de éxito. Los primates, globalmente, y los simios y los humanos en particular, siguen la estrategia de la *K*.

la sociabilidad y la mejora de la encefalización drásticamente posibilitada.

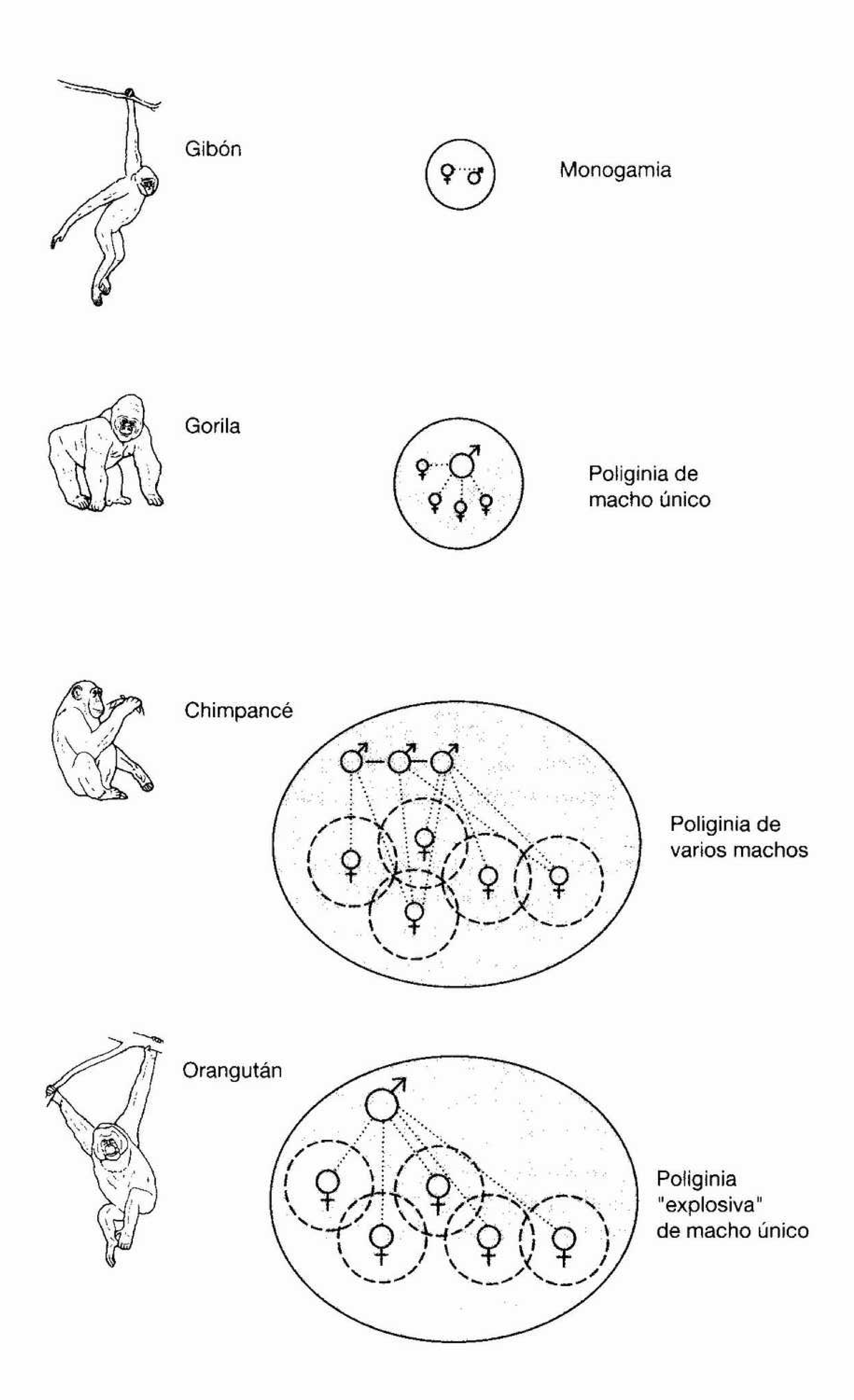
En resumen el estudio de las estrategias relacionadas con el ciclo biológico han puesto de manifiesto que el tamaño corporal, el tamaño cerebral, la variabilidad ambiental y la tasa de mortalidad son cruciales con respecto al ritmo con que las especies viven. Buena parte de la evolución humana puede, en consecuencia, ser explicable en términos de una mayor explotación por parte de los hominoides de recursos alimentarios relativamente estables, una estabilidad quizá alcanzada en virtud de su extensión. La tecnología puede eventualmente haber contribuido a esta estabilidad al hacer más eficaz la explotación de la carne y de ciertos alimentos vegetales, lo que ampliaría aún más la dieta. Una reducción de la mortalidad, quizá como consecuencia de una mejor defensa frente a los depredadores, podría haber seguido estimulando la estrategia de un ciclo biológico «lento». Sin embargo el factor de presión de selección que ha conducido al incremento del tamaño corporal sigue sin ser identificado.

XII. CUERPOS, CONDUCTA Y ESTRUCTURA SOCIAL

La gran mayoría de especies de primates son animales sociales que viven en grupos de 2 hasta 200 individuos. Sea cual sea su tamaño, el grupo es el núcleo de muy importantes actividades biológicas, tales como la búsqueda de alimento, el cuidado de las crías y la defensa frente a los depredadores. El grupo es asimismo el centro de una intensa interacción social que tiene aparentemente poco que ver de forma directa con los aspectos prácticos de la vida, lo que en la esfera de lo humano denominaríamos sociabilidad, el tejer y destejer de amistades y alianzas (véase el capítulo XXVIII). El tamaño, la composición y la actividad del grupo define lo que ordinariamente se conoce como organización social de la especie.

La conducta animal es una característica bastante más variable que, por ejemplo, la anatomía o la fisiología. En consecuencia en un orden como el de los Primates encontramos una asombrosa variedad de organizaciones sociales, dentro de la cual incluso especies muy próximas entre sí pueden desarrollar su quehacer social diario de una forma muy diferente. En el capítulo XI hemos tratado acerca de la poderosa influencia que el tamaño corporal ejerce sobre numerosos aspectos del modo de vida de una especie, sin embargo la organización social no es uno de ellos. Incluso si consideramos únicamente los simios —los mayores primates no humanos— la diversidad de organizaciones sociales que se da entre ellos es tan grande como la existente en el conjunto de los primates.

Criaturas altamente sociales como somos, nos puede parecer de más responder a la pregunta ¿Por qué viven en grupos los ani-



males?, aunque de hecho es una muy buena cuestión biológica, debido a que el gregarismo tiene sus costes. Por ejemplo, un individuo solitario no tiene que compartir su alimento con otros, mientras que en un grupo existe competencia por los recursos. Un individuo solitario no está expuesto a las enfermedades que florecen en las comunidades, que consituyen en este sentido un rico pool de huéspedes para los gérmenes patógenos. Un individuo patógeno resulta mucho menos conspicuo para los depredadores que un grupo de individuos, etc. Para decirlo claramente, puesto que la mayoría de los primates viven en grupos, los beneficios deben superar en este caso a los costes.

En este capítulo trataremos acerca de los beneficios —causas— de vivir en grupo, al tiempo que también nos ocuparemos de alguna de las consecuencias de la vida en grupo; no de las de todos los costes mencionados pero sí de las formas en que los individuos adaptan su conducta y su anatomía a los distintos tipos de estructuras sociales.

Para no perdernos en los detalles de la diversidad de organizaciones sociales existentes entre los primates empezaremos por estudiar la vida social de los simios: gibón (y siamang), orangután, chimpancé y gorila. Los gibones y los siamangs son los simios más pequeños (a veces reciben el nombre de simios menores) y viven en las selvas de sureste asiático. La estructura social básica de estas criaturas fuertemente acrobáticas y arborícolas es muy parecida, se compone de parejas monogámicas a las que se suman las crías dependientes. Los gibones son territoriales y se alimentan de

◀ **Organización social de los hominoideos.** La gama de organizaciones sociales existentes entre los simios concuerda con la que presentan los antropoides en su conjunto. Los gibones son monógamos y no presentan diferencias de tamaño corporal entre machos y hembras. En los gorilas un único macho ejerce el control sobre un grupo de hembras (y sus descendientes): es lo que se conoce como poliginia de macho único. Entre los orangutanes un único macho también defiende un grupo de hembras (y sus descendientes) aunque las hembras no viven en grupo sino que están diseminadas a lo largo de un ancho territorio; es lo que a veces se ha denominado como poliginia explosiva. En los chimpancés varios machos emparentados cooperan en la defensa de un grupo de hembras ampliamente distribuidas en el espacio (y sus descendientes), en lo que constituye un ejemplo de poliginia de varios machos.

una dieta de frutos y hojas. Al alcanzar la madurez los descendientes abandonan el grupo natal y establecen eventualmente su propia pareja uniéndose a otro joven adulto de distinto sexo. Los machos y las hembras maduros tienen básicamente el mismo tamaño. Los gibones son un buen ejemplo de la monogamia de por vida.

El otro simio asiático, el orangután, es mucho mayor que el gibón del que se distingue además por un tipo de vida muy diferente aunque es también fuertemente arborícola. El núcleo de la organización social es la hembra madura con su descendencia dependiente. La madre y las crías ocupan un amplio territorio bastante bien definido que normalmente se solapa con el de otra u otras hembras maduras y sus crías. Los machos son criaturas más solitarias, que ocupan un amplio territorio que incluye, de ordinario, los territorios de varias hembras maduras con las que se aparea. Los machos defienden sus territorios de la incursión de otros machos y alcanzan un tamaño prácticamente doble al de las hembras. El sistema de apareamiento es por tanto el de un harén débilmente organizado, en el que un macho se aparea con varias hembras (técnicamente se conoce como poliginia de macho único).

Los gorilas, los simios más grandes, viven en las selvas de África Central y Occidental. Estos animales presentan un sistema de apareamiento similar al de los orangutanes —poliginia de macho único— aunque su ecología y organización son claramente distintas. Los gorilas son animales predominantemente terrestres que viven en grupos de 2 a 20 individuos y que se alimentan de pastos de baja calidad que de ordinario se encuentran en grandes, aunque dispersas, parcelas. El macho adulto —el espaldaplateada— es el único que tiene acceso reproductor a las hembras maduras, cuyas crías inmaduras también viven en el grupo. Los machos maduros compiten entre sí por el control del grupo. Sin embargo, de vez en cuando alguna hembra —de ordinario un joven adulto— es transferida de un grupo a otro, aparentemente por una elección libre. Los nuevos grupos se establecen cuando un espaldaplateada empieza a atraer hembras transferidas. Como en el caso de los orangutanes, los gorilas machos tienen un tamaño aproximadamente doble al de las hembras.

Los chimpancés —criaturas omnívoras terrestres y arborícolas— viven en comunidades más desestructuradas de entre 15 y 80 individuos, una mezcla de machos maduros y hembras maduras con sus crías. A diferencia de los babuinos de la sabana que viven en tropas cerradas y cohesivas de machos maduros, hembras emparentadas y sus crías, de, en ocasiones, hasta 200 individuos, las comunidades de chimpancés se mantienen a base de contactos ocasionales entre machos y hembras. El núcleo de la vida social chimpancé es la hembra con su descendencia, a menudo independiente pero asociada otras veces a otras hembras y sus crías. Cada hembra mantiene un área nuclear que de ordinario se solapa con la de otra u otras hembras. Al contrario de lo que sucede con los orangutanes, los machos de chimpancé son incapaces por si solos de mantener el control exclusivo de un grupo de territorios femeninos. Por el contrario un grupo de machos defiende el territorio de la comunidad frente a los machos de comunidades vecinas. El apareamiento en las comunidades de chimpancés es promiscuo, copulando cada hembra en estro con varios machos. Esta organización social se conoce en consecuencia como poliginia de varios machos.

El rasgo característico de la organización social del chimpancé es que —al contrario de lo que es el modelo general en las sociedades de machos múltiples entre los primates— los machos permanecen en su grupo natal mientras que las jóvenes hembras adultas son transferidas (o a veces raptadas) a otras comunidades. El resultado es que los machos adultos del grupo que cooperan en la defensa de la comunidad están de ordinario estrechamente emparentados entre sí. Los machos adultos de chimpancé son típicamente un 25 o un 30 % más grandes que las hembras.

Así pues, entre los simios se da la monogamia, la poliginia de macho único y la poliginia de varios machos. (La poliandria —una única hembra que tiene acceso exclusivo a varios machos maduros— no se da aquí). Algunas de las cuestiones que debemos preguntarnos a la vista de este espectro de organizaciones sociales son, ¿cuán grande puede ser un grupo social?, ¿Cual es la proporción entre hembras adultas y machos adultos? ¿Entre los individuos de que sexo se da un mayor grado de parentesco? ¿Cuál es la diferencia en tamaño corporal entre machos y hembras?

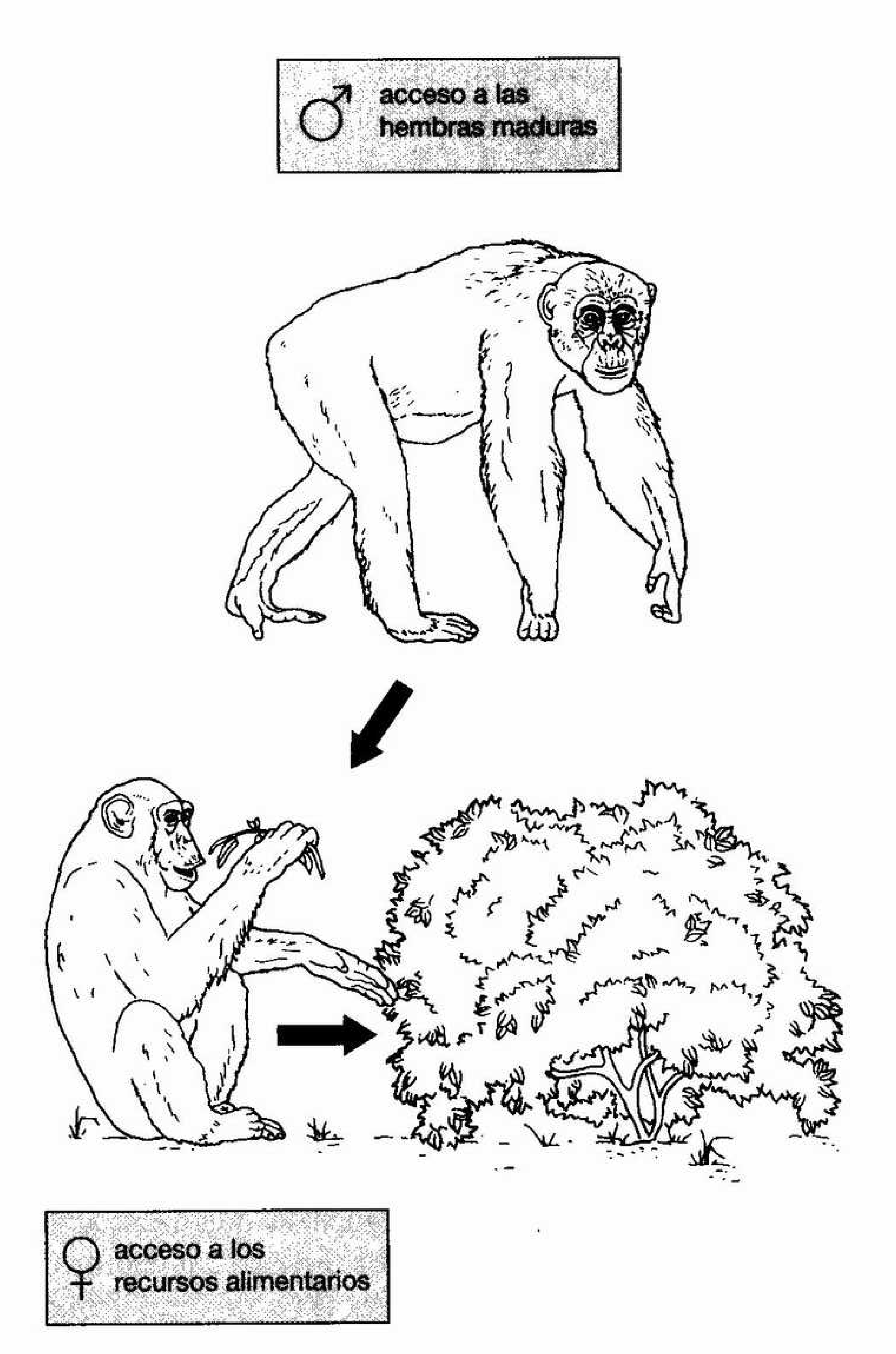
El hecho de que exista una tal variedad de organizaciones sociales tanto en el conjunto de los primates, como en el seno de los

simios en particular indica seguramente que se trata de una característica bajo la que subyace un complejo conjunto de procesos. Debe existir para cada especie algún tipo de interacción entre su herencia filogenética básica —su anatomía y fisiología— y determinados factores ambientales clave. Lo cual significa que probablemente especies distintas reaccionan de modo diferente frente a unos mismos factores ambientales, lo que daría origen por lo menos a parte de la variabilidad observada. Pero, ¿que otras cosas suceden?

«No existe consenso acerca de la evolución social de los primates» ha observado recientemente Richard Wrangham de la Universidad de Michigan, «aunque una variedad de razones sugieren que las presiones ecológicas tienen una responsabilidad principal en las diferencias existentes en la conducta social de las distintas especies». Y ciertamente durante más de dos décadas las diferencias ecológicas han sido una fuente popular de explicaciones. El problema, explica Wrangham, «es que no sabemos exactamente cuán relevante es la presión ecológica ni qué aspectos de la vida social son los más directamente afectados, ni de qué modo».

Uno de los argumentos más frecuentemente esgrimidos acerca de los beneficios de la vida en grupo es la defensa frente a los depredadores: si bien puede resultar más conspicuo que un individuo solitario, un grupo puede estar más vigilante (son más pares de ojos y de oídos) y ser menos asequible (más conjuntos de dientes). Una defensa eficaz frente a los depredadores ha sido observada en numerosas especies de primates que viven en grupos.

Es seguramente cierto que las especies terrestres, que están más expuestas a los depredadores que las especies arborícolas, viven en grupos mayores, en los que comunmente hay más machos y en los que los machos están equipados frecuentemente con largos y peligrosos caninos. Pero para cada uno de estos tres factores es posible avanzar otras explicaciones igualmente plausibles acerca de su origen que nada tengan que ver con la defensa frente a los depredadores. Es decir es posible que los primates terrestres hayan desarrollado tales características por estas otras razones y que una vez desarrolladas tales propiedades hayan resultado eficaces frente a la amenaza de la predación. La protección frente a la predación puede ser en algún grado una consecuencia, no la causa primaria, de la vida en grupo.



Distintas estrategias reproductivas. Para una hembra de primate la variable que determina en último término el éxito reproductor es el acceso a recursos alimentarios. Por el contrario el éxito reproductor de los machos está limitado a su acceso a las hembras maduras. Esta diferencia influye de forma decisiva el conjunto de la estructura social de las sociedades de primates.

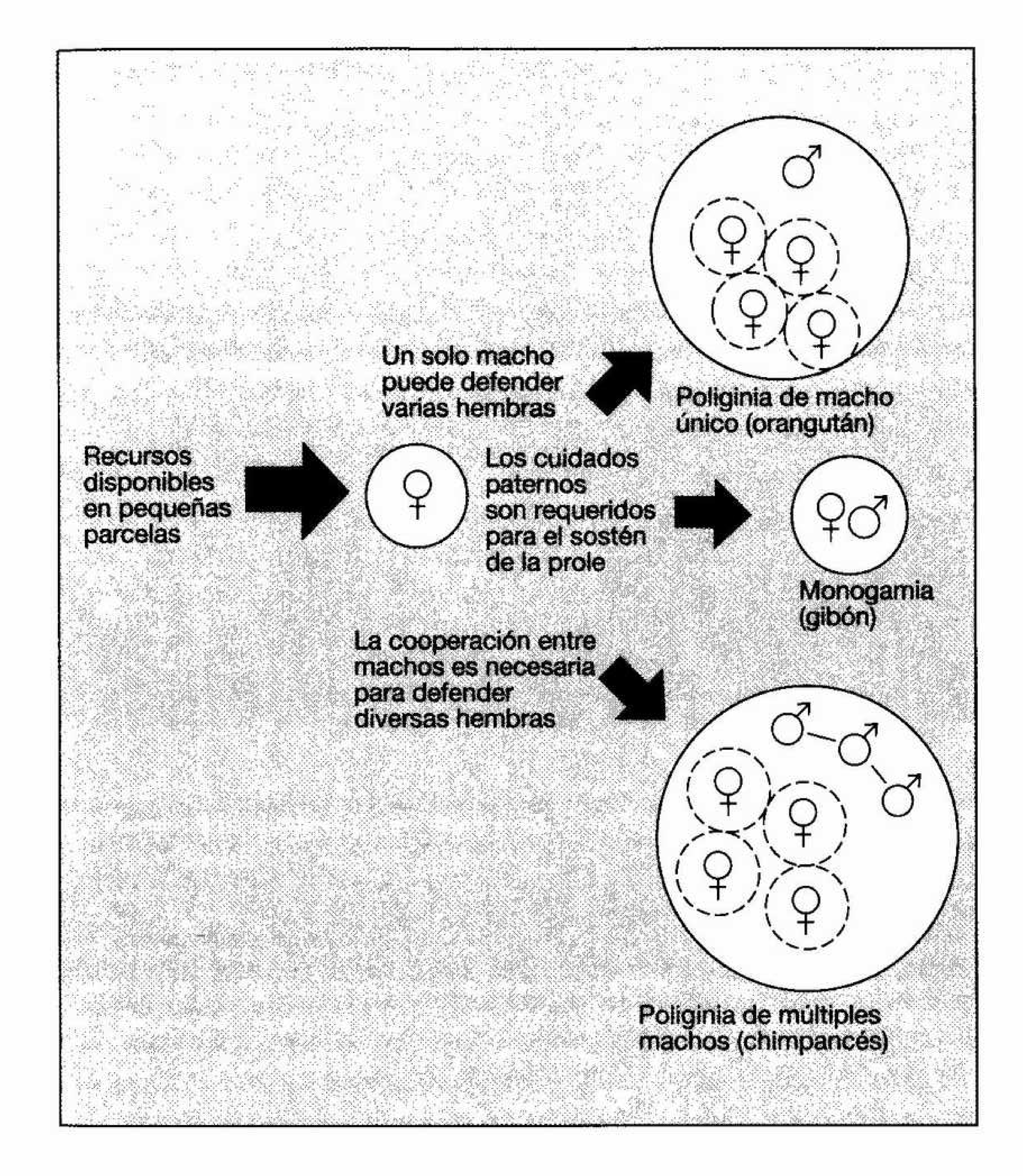
También se ha sugerido la distribución del alimento como el golpe de gatillo que desencadenara la organización social: por ejemplo, los grupos pueden ser más eficaces en la descubierta de parcelas discretas de alimento o, cuando tales parcelas son defendibles por especies territoriales entonces el tamaño de la parcela ejercerá una influencia sobre el tamaño óptimo del grupo. Más recientemente Wrangham ha propuesto una teoría acerca de la organización social que incluye la distribución del alimento como algo fundamental aunque el énfasis del modelo es distinto del de aquellas primeras ideas.

El modelo examina el contexto evolutivo de la conducta de machos y hembras y propone que «es la presión de selección sobre la conducta de las hembras lo que determina en última instancia el efecto de las variables ecológicas sobre los sistemas sociales». En otras palabras, sea cual fuere el ambiente ecológico que ocupa la especie es la conducta de las hembras lo que resulta fundamental para el sistema social que desarrolla.

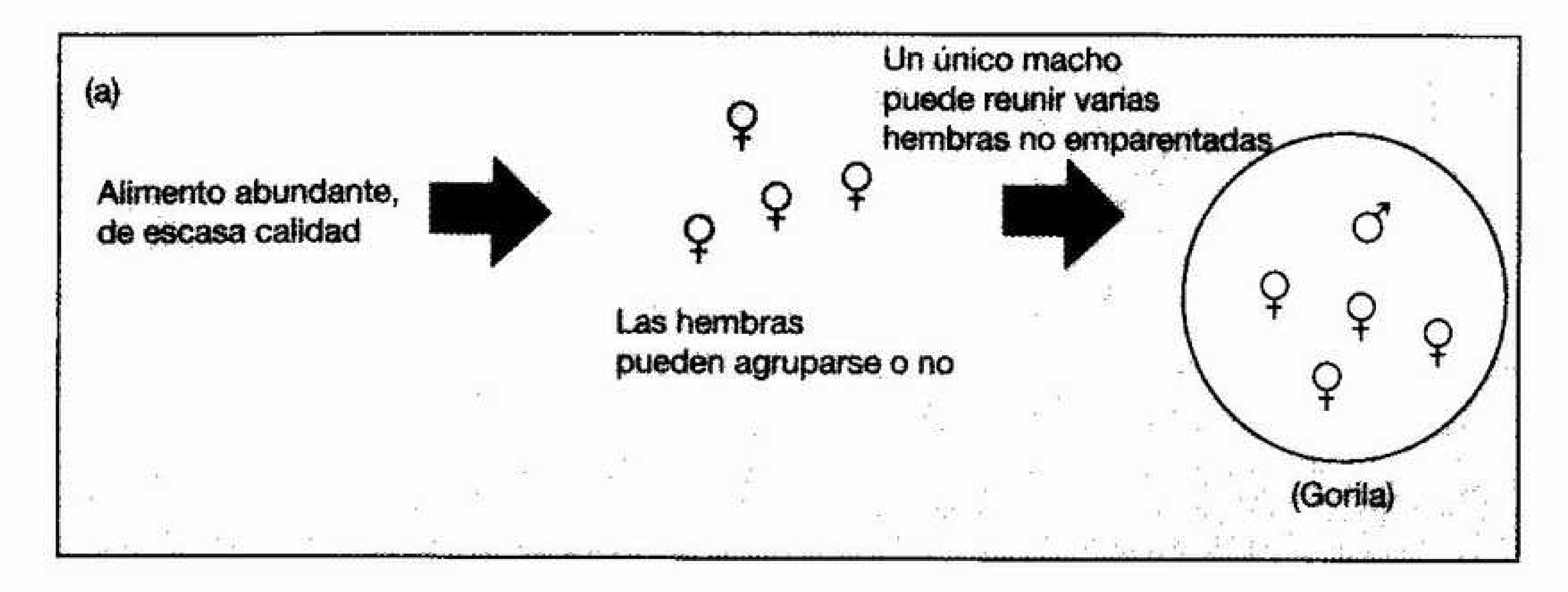
El éxito reproductor de las hembras de los primates, así como el de cualquier hembra de mamífero, viene determinado por el número de crías que pueden efectivamente criar; el acceso a los machos maduros no es, de ordinario, un factor limitante, mientras que el acceso a los recursos alimentarios de ordinario sí lo es. Los machos de los primates, junto con el 97 % de todos los machos de los mamíferos no dispensan cuidados parentales a sus descendientes, estando por tanto su éxito reproductor determinado por un acceso eficaz a las hembras maduras.

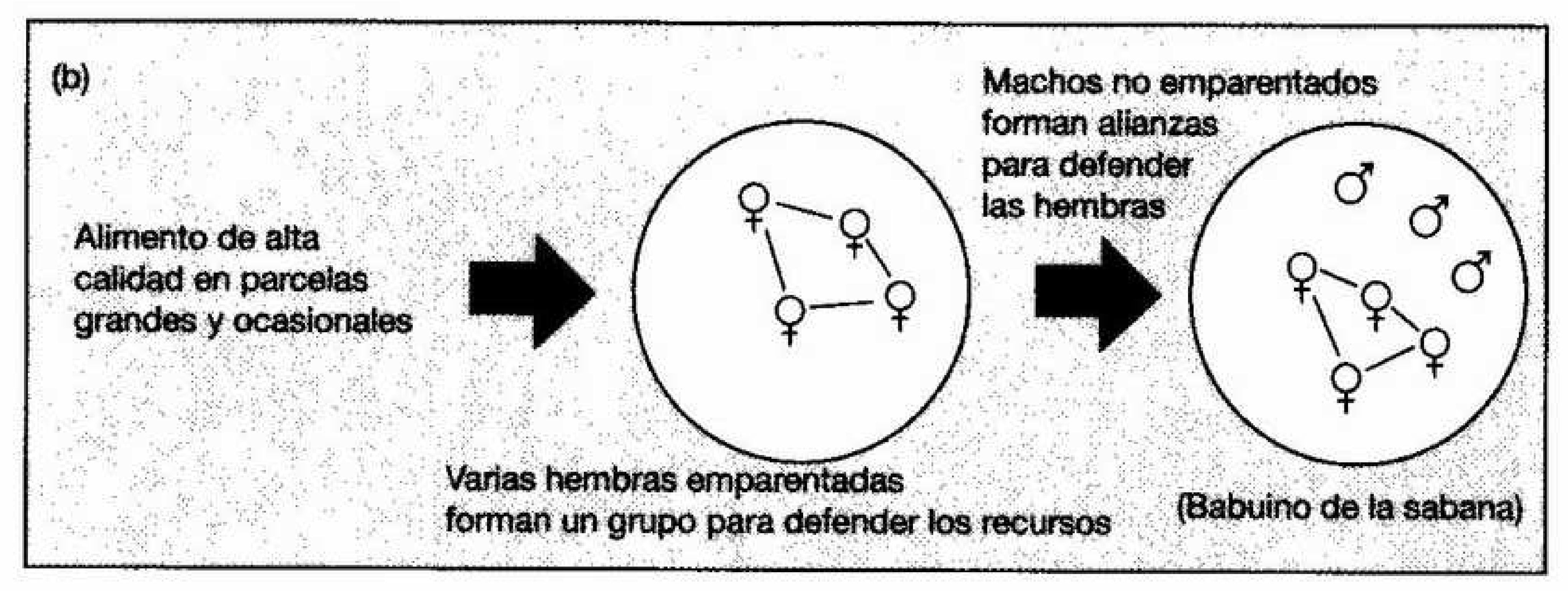
En la gran mayoría de las sociedades de los primates, las hembras permanecen en su grupo natal mientras que los machos son transferidos. Cualquier explicación que trate de dar cuenta de por qué los primates forman grupos sociales debe explicar también dicha asimetría. Los intentos de relacionar los distintos tipos de hábitats con la tendencia a formar distintos tipos de grupos sociales no pueden explicarla. El modelo de Wrangham ofrece una explicación, es la siguiente:

Si el alimento se presenta de ordinario en parcelas que pueden soportar únicamente una hembra y sus crías, entonces las hembras pacerán solas, tal como las hembras del orangután y el chimpancé hacen la mayor parte del tiempo. Sin embargo si el alimento se



Modelos de distribución con recursos alimentarios presentes en pequeños agregados. Cuando el alimento disponible se encuentra en parcelas demasiado pequeñas para soportar más de un individuo maduro, las hembras pacen individualmente (con su prole). Si un macho puede defender una «comunidad» de hembras solitarias, tendremos una poliginia de macho único, tal como sucede en el orangután. Si un macho puede defender una sola hembra, o si sus cuidados son requeridos para el sostén de la prole, el resultado será la monogamia, tal como sucede en el gibón. En cambio si una comunidad de hembras puede ser defendida sólo por un grupo de machos, entonces un grupo de machos emparentados defiende un cierto número de hembras no relacionadas, tal como sucede en el chimpancé.





Modelos de distribución con recursos alimentarios presentes en grandes parcelas. En (a), cuando el alimento de baja calidad se encuentra ampliamente distribuido, las hembras pueden pacer solas o en grupos (en los que los individuos no están emparentados). En esta situación un macho puede ser capaz de reunir un harén, como en el caso de los gorilas. En (b), cuando el alimento de alta calidad se encuentra presente en grandes, pero aisladas, parcelas, las hembras emparentadas forman grupos para defenderse. En este caso se pueden establecer alianzas entre machos no emparentados para defender las hembras de otros machos, como sucede en los babuinos de la sabana.

ofrece en parcelas mayores, defendibles, puede soportar varias hembras maduras y sus crías. Compartir los recursos alimentarios implica un elemento de competencia dentro del grupo que tiene que ver con los costes, en términos de pérdida de tiempo y de energía, de los encuentros agresivos entre individuos. Wrangham sugiere que los costes de la competencia que genera el grupo se equilibran con los beneficios de la cooperación entre los miembros del grupo para impedir que otros grupos accedan a sus recursos alimentarios. La cooperación es más beneficiosa cuando se produce entre individuos próximos: ayudar al pariente es casi

como ayudarse a sí mismo, porque el pariente comparte los mismos genes.

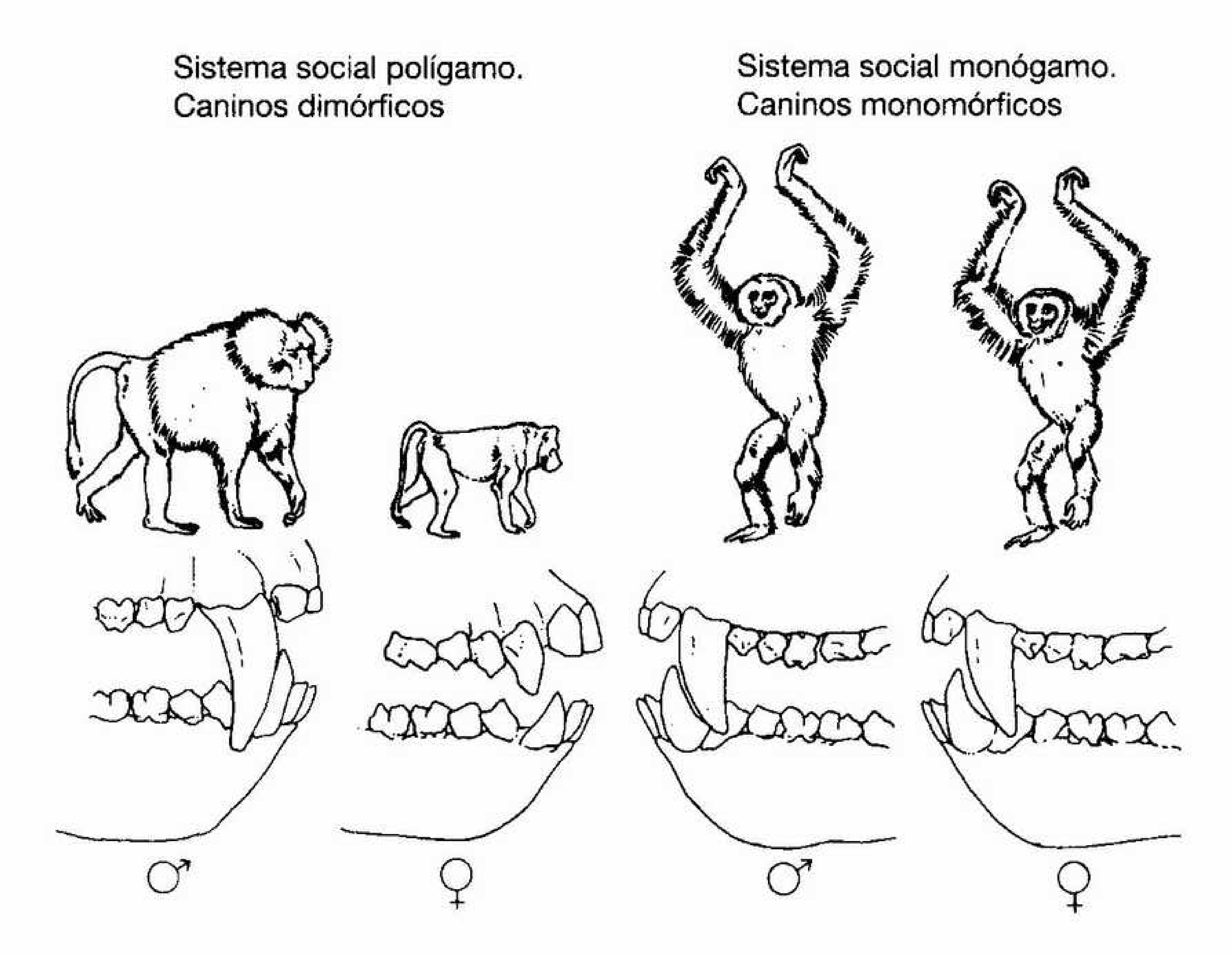
De modo que cuando una especie explota unos recursos alimentarios que se presentan en parcelas discretas y defendibles aparecerán grupos formados por muchas hembras, estando dichas hembras estrechamente emparentadas entre sí. Én antropología tales grupos se denominan matrilocales, pero tratándose de la primates no humanos es preferible hablar de hembras enlazadas. Pero, ¿y los machos donde están? Si la distribución de las parcelas alimentarias es, relativamente, densa forman un grupo de hembras para defenderlas de manera territorial; los machos extra son algo extraño y el sistema social que se origina es, de ordinario, un sistema de macho único. En cambio si la territorialidad no es posible y el aumento del tamaño del grupo no es algo muy problemático varios machos adultos pueden coexistir. En este caso, por el contrario, los machos extra pueden ser útiles en los ocasionales encuentros competitivos con otros grupos. En este caso se originará algún tipo de sistema de varios machos.

En los sistemas de hembras no enlazadas, como son los del chimpancé y el orangután, en los que el alimento no se ofrece en parcelas defendibles y las hembras son prácticamente solitarias, la distribución de los machos depende de si son capaces de defender por sí solos una comunidad o necesitan de la cooperación de otros machos. En el caso de los orangutanes la defensa de la comunidad es posible para un único macho, pero en el caso del chimpancé es necesaria la cooperación. Otra vez aquí la cooperación es más eficaz entre parientes y por ello los chimpancés han desarrollado un sistema social de varios machos en el que son las hembras, y no los machos, los que son transferidos a otros grupos cuando alcanzan la madurez.

Dado este tipo de influencias subyacentes, dice Wrangham, es posible deducir algunas consecuencias en términos de conducta dentro y entre grupos. Por ejemplo, una intensa interacción social —incluyendo el peinado y otros cuidados parecidos— es de esperar entre las hembras de grupos de hembras enlazadas y menos en los grupos de hembras no enlazadas. Sería probable asimismo la agresión entre grupos de hembras enlazadas para el acceso al alimento, teniendo las hembras un papel activo en dichos encuen-

tros, mientras que la agresión entre grupos de hembras no enlazadas debería producirse por el acceso a las hembras, siendo los machos los principales agresores. Predicciones que parecen tener alguna base.

Otra posible consecuencia de la sociabilidad de los primates es el tamaño del cuerpo y en especial la diferencia entre machos y hembras, conocida como dimorfismo sexual en el tamaño corporal. Los machos de los primates han de competir a menudo con otros machos para acceder a las hembras reproductoras, y cuanto mayor sea su cuerpo más probable será su éxito. Es probable por tanto que en aquellas especies en las que se da esta competencia entre machos el tamaño corporal de los machos haya aumentado



Dimorfismo sexual, dentadura y tamaño corporal. En los sistemas sociales poligínicos los machos son típicamente más grandes que las hembras, tanto por lo que respecta al tamaño corporal como al de los caninos, tal como la ilustración nos presenta en el caso de los babuinos. Por el contrario en las especies monógamas, el tamaño corporal y el del los caninos son, de ordinario, muy parecidos en ambos sexos, tal como se ilustra aquí en el caso de los gibones. (Por cortesía de John Fleagle/Academic Press.)

por selección natural. Otros factores que pueden resultar de importancia en tales encuentros —los caninos, por ejemplo— son también a menudo más pronunciados en los machos.

Es seguramente cierto que en las especies monógamas, en las que la competencia entre machos es menor o nula, los machos y las hembras son típicamente del mismo tamaño. Y también es cierto que todas las especies en las que existe un significativo dimorfismo sexual presentan algún grado de poliginia. Los grandes caninos se dan asimismo en las especies poligínicas. Pero la ecuación no es simple debido a que no existe una correlación directa entre el grado de poliginia y el grado de dimorfismo corporal: las especies en las que los machos controlan, típicamente, harenes de, digamos, 10 hembras no presentan necesariamente un mayor dimorfismo corporal que aquellas especies en las que los machos controlan harenes de dos hembras.

Aunque la noción de que el dimorfismo corporal es el resultado de la competencia entre los machos para acceder a las hembras es popular entre los biólogos, existen otras explicaciones posibles. La más simple es que los machos son grandes y dotados de agresividad en orden a una eficaz protección frente a los depredadores, aunque otra vez se nos presenta aquí el viejo problema de la circularidad. Otra hipótesis es que machos y hembras son de distintos tamaños como una forma de poder explotar distintos recursos alimentarios, lo que evitaría la competencia directa.

Robert Martin, del Instituto Antropológico de Zurich añade una importante nota precautoria al decir que quizá nuestras explicaciones han sido demasiado orientadas al macho, buscando la explicación de por qué ha aumentado el tamaño del macho. Al contrario, sugiere, quizá lo que ha sucedido es que las hembras se han hecho más pequeñas. «Hembras más pequeñas pueden criar antes», señala, «la selección para una reproducción precoz puede explicar el desarrollo del dimorfismo sexual en, por lo menos, algunas especies de mamíferos».

Aunque numerosos aspectos de la interacción de las especies con sus distintos ambientes siguen necesitando ulterior estudio, una cosa está clara: el conjunto de toda la conducta social de una especie es el resultado de la mezcla de un conjunto de causas y consecuencias entre individuos llevados a coexistir en el seno de grupos.

XIII. MODELOS DE PRIMATES

Algunos estudiosos argumentan que la evolución ha llevado a los humanos tan lejos del resto del mundo animal que poco podemos aprender acerca de nosotros mismos del estudio de los primates humanos. Es cierto que existe un abismo entre el repertorio conductual de *Homo sapiens* y el de incluso nuestros más próximos parientes genéticos, los simios africanos. Pero tal como recientemente ha señalado con claridad Robert Foley, de la Universidad de Cambridge, en Inglaterra, dicho abismo debió de estar colmado en alguna medida por los repertorios conductuales de nuestros antepasados, las distintas especies extintas de homínidos. Y por tanto es legítimo utilizar cuanta información nos sea disponible acerca de la ecología conductual de los primates vivientes en orden a inferir alguna cosa acerca de la conducta de nuestros ancestros.

Por ejemplo, es importante saber algo acerca de la organización social del último antepasado común a los homínidos y a los simios así como de la de los primeros homínidos. ¿Vivían en grupos, y si era así, de qué tamaño, y cuál era la proporción entre machos y hembras maduros? También es importante recordar que cuando utilizamos el término «homínidos primitivos» como un colectivo, incluíamos en él, por lo menos, media docena de especies. Y si de la experiencia de observar la conducta de las modernas especies de simios se deriva alguna lección es que debemos esperar distintas formas de organización social en las diversas especies de homínidos.

Existen varias maneras en las que los primates modernos pueden ser utilizados como modelos de las vidas de las especies extintas. En primer lugar, se puede identificar una especie viviente

que parezca coincidir de forma importante en algunas características básicas y tratar de derivar lecciones acerca de la conducta que pudo transferir a los homínidos. En segundo lugar podemos guiarnos por la filogenia y considerar tan sólo a los simios africanos y los humanos y buscar rasgos comunes en su conducta que puedan haber estado presentes en el antepasado común simio/homínido. En tercer lugar, ahora que el conocimiento de la ecología conductual está empezando a desarrollarse (capítulo XII) va siendo posible inferir, a partir de los principios básicos, la organización social de los ancestros homínidos.

De estos tres enfoques, el primero —el modelo primate específico— constituye el tipo de aproximación más antiguo. Varias especies diferentes han sido propuestas, en momentos distintos, como *el* modelo más apropiado; entre ellas, el babuino de sabana, el chimpancé común y, más recientemente, el chimpancé pigmeo. Aunque el babuino es un mono y no un simio y, por tanto, genéticamente algo más distante en su parentesco con los humanos, los babuinos resultaron atractivos como modelo para los homínidos primitivos debido a que comparten un hábitat similar, la sabana arbustiva. Viviendo en bandas de hasta 200 individuos, los babuinos de sabana ofrecen un impresionante retrato de la vida social de nuestros ancestros. Las bandas están constituidas por hembras maduras (a menudo emparentadas entre sí) y sus descendientes, así como por numerosos machos maduros (no emparentados unos con otros), que son mayores que las hembras y están equipados con impresionantes caninos. En otras palabras, se trata de una organización social de varios machos y de hembras enlazadas.

Por poderosa que sea esta imagen y por bien estudiados que hayan sido estos animales, tal como ha dicho recientemente Shirley Strum —ella misma observadora de los babuinos— «el 'modelo babuino' ha ejercido un impacto desproporcionado sobre nuestras ideas acerca de los primates».

El chimpancé también ha sido puesto como modelo para el último antepasado común y para los homínidos primitivos, y ello por una buena razón: es nuestro pariente genéticamente más próximo. Un problema es, tal como sucede con todos los modelos específicos, la trampa del presente. De la misma manera que las especies extinguidas son muy probablemente únicas desde el punto de vista anatómico, y no ligeras variedades de las especies vivientes, la conducta de las especies extinguidas fue también probablemente única. Entonces, cuando por ejemplo establecemos un modelo chimpancé, «estamos creando una dicotomía simio-humano», tal como dice Richard Potts, un antropólogo de la Smithsonian Institution, en Washington DC. «El problema de situar los homínidos primitivos en un continuo chimpancé-humano es que evita la consideración de adaptaciones únicas en el continuo».

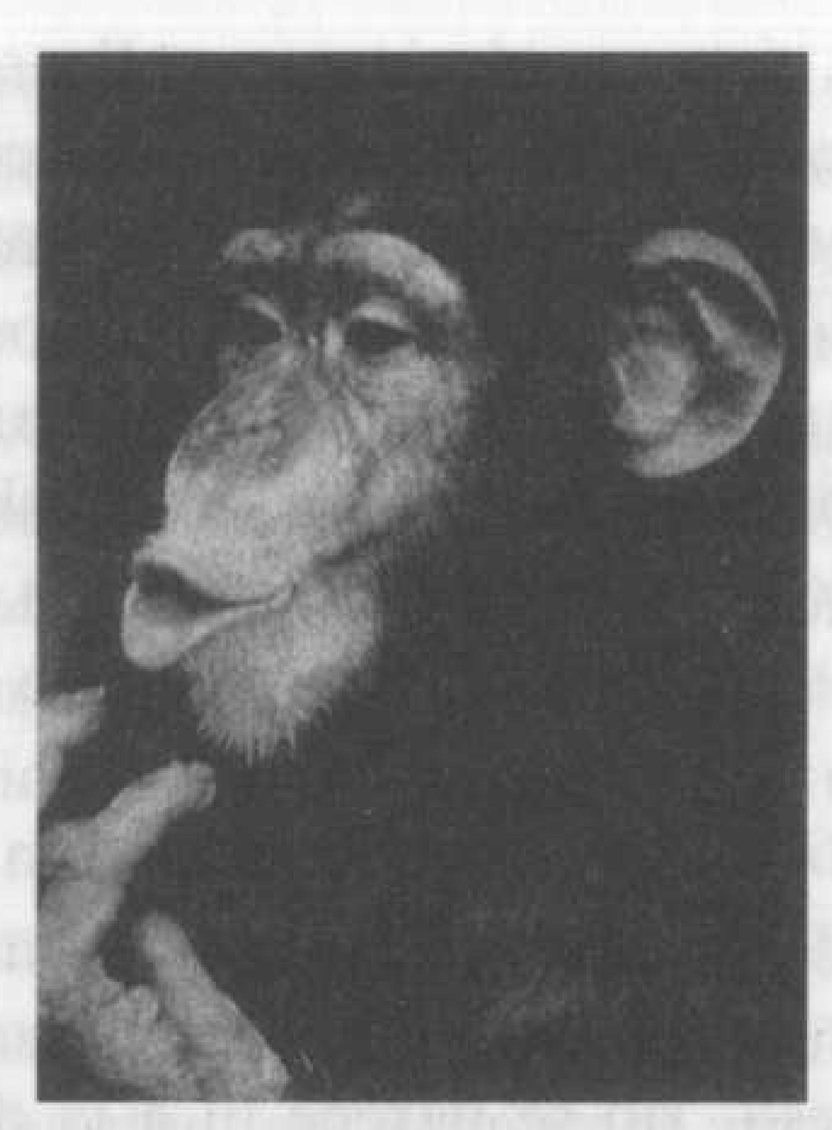
Potts señala que la dentición del tipo de la de los homínidos primitivos *Australopithecus* —con grandes molares de coronas provistas de gruesas protuberancias, dispuestos en robustas mandíbulas— no se parece ni a la de los chimpancés ni a la de los humanos—. «Así, pues, en el aspecto de la anatomía dental, *Australopithecus* no encaja en el continuo propuesto» señala Potts.

La incorporación más reciente a la galería de modelos primate es el chimpancé pigmeo, de la mano, en 1978, de Adrienne Zihlman, John Cronin, Vincent Sarich y Douglas Cramer. Randall Susman, de la Universidad de Nueva York, en Stone Brook, es también uno de los proponentes de este modelo. El chimpancé pigmeo, que actualmente se encuentra tan sólo en una pequeña área en el Zaire es notablemente parecido en el conjunto de las proporciones corporales al homínido más primitivo conocido, *Australopithecus afarensis*. Esta especie, *Pan paniscus,* puede —en consecuencia— ser un modelo para los primeros homínidos, mejor que el chimpancé común, *Pan troglodytes*. Sin embargo nunca debemos olvidar que incluso aquellas especies más estrechamente emparentadas pueden exhibir estructuras sociales distintas cuando ocupan hábitats muy distintos.

Además de los modelos primate para los antepasados de los homínidos, ocasionalmente se ha dicho que también los carnívoros sociales podían tener su interés. La cuestión aquí es la estricta analogía con un supuesto comportamiento —la caza cooperativa. Pero como quiera que la caza cooperativa entre los homínidos fue probablemente un desarrollo evolutivo tardío (capítulo XXIII), este modelo tiene una utilidad limitada.

La segunda aproximación —la comparación filogenética— es algo más conservadora, ya que trata tan solo de identificar carac-









terísticas conductuales básicas compartidas por los humanos y los simios africanos. La argumentación, tal como ha sido explicada recientemente por Richard Wrangham, de la Universidad de Michigan, es la siguiente: «Si se da (la conducta) en las cuatro especies, es probable (aunque no seguro) que se haya dado también en el antepasado común, ya que de otra manera debería haber evolucionado de forma independiente por lo menos dos veces. Si las cuatro especies difieren con respecto a una particular conducta no puede decirse nada acerca del antepasado común».

Wrangham ha examinado 14 rasgos conductuales diferentes entre los cuales la estructura del grupo social, las interacciones macho-hembra, la agresión intergrupal, etc. y ha encontrado que ocho son comunes a los gorilas, los dos chimpancés y los humanos, mientras que seis no son compartidos. Sobre dicha base, Wrangham infiere que el antepasado común de los homínidos y los simios africanos presentaba, «ordinariamente, estrechas estructuras sociales, con relaciones intergrupales hostiles dominadas por los machos con interacciones de acecho y ataque, exogamia de las hembras y sin alianza de hembras enlazadas y con machos con relaciones sexuales con más de una hembra».

Esta suite ancestral, tal como Wrangham la ha denominado es una mera hipótesis acerca de la conducta social pasada. Sin embargo, parece excluir, por ejemplo, la suposición —realizada en 1981 por Owen Lovejoy— de que el homínido más antiguo conocido, *Australopithecus afarensis*, era monógamo y no hostil.

La tercera aproximación, la reconstrucción de la organización social a partir de los primeros principios de la ecología conductual, es la más moderna y la más prometedora. Desarrollada principalmente por Robert Foley, esta técnica trata de establecer la gama de estructuras sociales que pudieron haber estado disponibles para los antepasados de los homínidos y determinar entonces como pudieron cambiar en relación con los cambios ambientales.

Ecología Conductual

◄ **Un catálogo de candidatos.** Distintas especies han sido nominadas, en momentos distintos, como modelos instructivos para la evolución de los primeros homínidos: aquí vemos al chimpancé pigmeo (*arriba a la izquierda*), al chimpancé común (*arriba a la derecha*), al babuino de sabana y al león (un carnívoro social).

Método Especies	Comparación filogenética Antepasado común	Modelo chimpancé Prehomínido tardío	Modelo chimpancé Primer homínido	Ecología conductal Primer homínido	Ecología conductal Homínido primitivo
1 Red social cerrada	Sí	—	Sí	Sí	—
2 Composición grupal	?	Inestable	Inestable	Estable	Inestable
3 Hembras a veces solitarias	?	Sí	Sí	No	Sí
4 Machos a veces solitarios	Sí	Sí	Sí	No	Sí
5 Hembras exogámicas	Sí	—	Sí	No	—
6 Alianzas entre hembras	No	—	No	Sí	—
7 Machos endogámicos	?	A menudo	Sí	No	Sí
8 Alianzas entre machos	?	—	Sí	—	—
9 Los machos tienen apareamientos únicos	No	No	No	No	Sí
10 Duración de las relaciones sexuales	?	Cortas	Cortas	Cortas	Largas
11 Relaciones entre grupos hostiles	Sí	No	Sí	—	—
12 Machos activos en los encuentros intergrupales	Sí	—	Sí	—	—
13 Acecho y acometida	Sí	—	—	—	—
14 Defensa territorial	?	—	?	—	—

Organización social ancestral. Utilizando distintos modelos es posible determinar aquellos aspectos de la conducta que pueden haber aparecido en una especie ancestral. En la comparación filogenética, cada una de las 14 cuestiones relativas a un aspecto particular de la conducta existe en *todos* los modernos simios africanos: si esto es así, entonces lo más probable es que la misma conducta se dé también en el antepasado común con los homínidos. (Por cortesía de Richard Wrangham.)

La base del análisis es la identificación de las limitaciones filogenéticas en el contexto ecológico: de la misma manera que la anatomía ancestral limita la senda de la evolución posterior, también limita la estructura social ancestral. Por ejemplo la evolución desde una organización social de varios machos y hembras no enlazadas hasta una estructura de varios machos y hembras enlazadas es altamente improbable ya que los pasos intermedios resultarían inapropiados en las condiciones imperantes. En otras palabras, sólo determinadas rutas evolutivas son disponibles para la deriva ecológica de la organización social. Así si en el caso de

una especie ancestral sabemos donde empezar, entre las diversas estructuras sociales posibles, podremos predecir la naturaleza del cambio social conducido ecológicamente, ya que sabemos qué sendas son posibles.

El contexto filogenético para los homínidos es, por supuesto, el de los simios, y en particular el de los simios africanos. Las estructuras sociales presentes en los simios varían grandemente, desde los individuos solitarios entre los orangutanes hasta las familias monógamas en los gibones, las unidades de macho único y pequeños números de hembras no emparentadas entre los gorilas y las complejas comunidades de fusión-fisión en los chimpancés. «A pesar de dicha variación, tales estructuras sociales constituyen un conjunto limitado de resultados sociales y están evolutivamente muy emparentadas» ha observado recientemente Foley, junto con Phyllis Lee, también de la Universidad de Cambridge. En marcado contraste con la organización social común de los monos ninguna de las estructuras sociales presentes en los simios implica un núcleo de hembras emparentadas.

Foley y Lee sugieren que la estructura social más probable para la especie ancestral de simios y homínidos es parecida a la del gorila. Hacia finales del mioceno, hace unos 10 millones de años un sostenido enfriamiento climático redujo la cubierta selvática, lo que trajo como consecuencia el desarrollo de un tipo de hábitat más seco y más diverso, especialmente en el África Oriental, y como consecuencia de ello la distribución de los recursos alimentarios se parceló más. Un cambio ecológico de tal naturaleza pudo favorecer la evolución de la estructura social del chimpancé: comunidades de hembras dispersas y sus descendientes, con grupos de machos genéticamente emparentados que defienden la comunidad de los ataques de los machos de otros grupos.

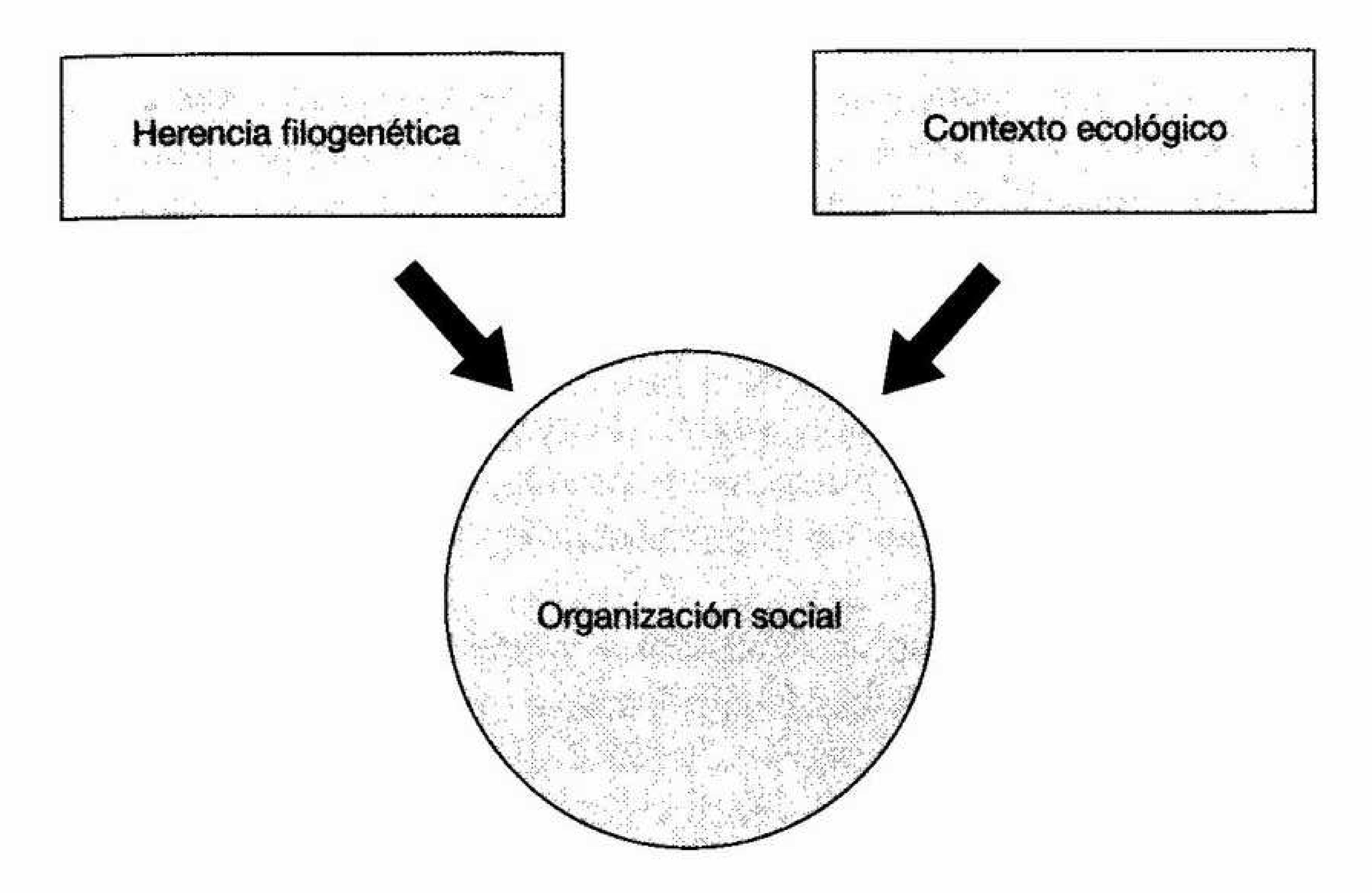
«La emergencia de los homínidos puede ser vista como una parte de la radiación africana de los hominoideos, un clado que exhibiría un aumento de las alianzas de parentesco entre machos bajo determinadas condiciones ecológicas» —dicen Foley y Lee. En la medida en que continuara el enfriamiento, continuaría el cambio ecológico: «Tales ambientes parecen promover, entre otras cosas, grupos de tamaño mayor entre los primates, en parte

como una respuesta a la mayor amenaza de la depredación y en parte debido a los efectos de una mayor parcelación de la distribución de los recursos». Dadas las posibles sendas evolutivas bajo este modelo, «es más probable que (los grupos sociales más grandes) sean edificados sobre las alianzas de parentesco entre machos que no entre hembras».

En este contexto, Foley y Lee han sugerido que «la más probable organización social para los primeros australopitecinos... consiste en una mezcla de grupos sexuales, con machos enlazados por una red de relaciones de parentesco. Las hembras, forzadas a pacer a lo largo de grandes áreas para encontrar el limitado alimento, disperso y estacional, y a agruparse para hacer frente a algún tipo de predación, sería de esperar que formasen asociaciones estables bien con machos específicos dentro de la alianza o bien con el conjunto de la alianza de machos».

Esta estructura social, aunque aparentemente consistente en las condiciones ecológicas imperantes está en desacuerdo con el registro fósil de los homínidos más antiguos conocidos, al menos en la forma en que es interpretado de ordinario. Se dice que aquel homínido, *Australopithecus afarensis,* presentaba un grado de dimorfismo por lo que respecta al tamaño corporal tan extremo como el de los orangutanes. Se admite de ordinario que un dimorfismo de esta magnitud implica una competencia extrema entre los machos para el acceso a las hembras. Sin embargo, si, tal como sugieren Foley y Lee, los machos de estos grupos sociales están estrechamente emparentados unos con otros más que una dura competencia sería de esperar la cooperación entre ellos. De manera que o bien el modelo falla por alguna parte o los fósiles que de ordinario interpretamos como *Australopithecus afarensis* representan de hecho dos especies menos dimórficas.

En el seno de las especies de homínido de entre 3 y 1 millón de años de antigüedad se desarrolló un cierto grado de diversidad morfológica, que reflejaría presumiblemente distintos modelos de subsistencia. Por un lado los australopitecinos robustos, que aparentemente explotaban una dieta a base de alimentos vegetales bastos, de escasa calidad. Un tipo de alimentos que tienden a presentarse en parcelas grandes, ampliamente dispersas. «El efecto esperable sobre la ecología de los homínidos ancestrales señalan



Contribución a la organización social. La estructura social de una especie viene determinada por el resultado de la interacción entre su herencia filogenética —tamaño corporal, etc. — y el ambiente en el que vive. Especies con diferentes imposiciones filogenéticas pueden por consiguiente exhibir estructuras sociales distintas bajo condiciones ambientales idénticas.

Foley y Lee— sería el debilitamiento de las relaciones de parentesco entre machos en el seno de un grupo fluido o menos estructurado». Desarrollándose asimismo una mayor competencia entre machos, presumiblemente acompañada de dimorfismo en cuanto al tamaño corporal.

En el otro extremo —*Homo erectus*— la adaptación incluye incremento del tamaño cerebral y aparato dentario mucho más reducido. Enfrentado al mismo problema, la subsistencia en ambientes de sabana tropical —es decir el mantenimiento de un aporte alimentario constante frente a la estacionalidad— este homínido adoptó una estrategia distinta a la de los australopitecinos robustos. En lugar de explotar alimentos de baja calidad, incrementó el consumo de carne, un recurso disperso pero de alta calidad.

«Las causas del carnivorismo son ecológicas» —señalan Foley y Lee. «Las consecuencias, para los homínidos, habrían sido distri-

bucionales y sociales». Una consecuencia habría sido un aumento notable de los territorios, algo que habría hecho extremadamente difícil la defensa directa de las hembras por parte de los machos. «La respuesta predecible sería la defensa de los recursos más que la exclusión territorial, y dado el tamaño de los territorios implicados, ello implicaría alianzas entre machos más que la defensa individual. Un tal modelo de conducta podría favorecer las asociaciones por parentesco entre machos como una forma de hacer frente a los altos grados de competencia intergrupal y de interacciones».

Además de los cambios forzados por esta estrategia de subsistencia, *Homo* podría haber hecho frente a otro cambio capital: las consecuencias del crecimiento cerebral. Producir y criar descendientes dotados de grandes cerebros es caro energéticamente hablando: de alguna manera podría haber resultado demasiado caro para que fuera a cargo únicamente de la hembra, momento en el que la implicación paterna se habría hecho necesaria. «El efecto... habría sido el incremento de la frecuencia, la intensidad y la estabilidad de las asociaciones macho-hembra» —argumentan Foley y Lee. ¿Se trata del inicio de la familia nuclear, tal como la conocemos en la sociedad occidental? No, ya que la familia nuclear es de hecho bastante infrecuente entre las sociedades humanas: un análisis de la variación de la estructura social en el conjunto de las sociedades humanas modernas muestra que el 74 % son polígamas.

El dimorfismo del 20 % del tamaño corporal en los humanos modernos indicaría un cierto grado de competición entre machos en nuestro pasado reciente, no la monogamia. Y el hecho de que se dediquen más recursos a los fetos masculinos que a los femeninos —lo que les da un mayor peso al nacer— es también consistente con la competencia entre machos. Un factor adicional es el tamaño de los testículos masculinos, un indicador de la competencia sutil entre machos en los grupos de varios machos. Por ejemplo, los chimpancés viven en grupos promiscuos, de varios machos y una manera de que un macho individual pueda superar a sus congéneres es producir más esperma en su eyaculado. Los gorilas y los orangutanes no ejercen esta competencia y sus testículos son pequeños.

¿Pero y en *Homo sapiens*? Los testículos humanos son también pequeños, y aparentemente descartan la competencia en grupos promiscuos de varios machos. También parece descartable la monogamia, lo que nos conduce a alguna forma de poliginia de macho único. Pero, tal como Robert Martin y Robert May han comentado recientemente, «a menudo, estos antecedentes biológicos están actualmente bajo el peso de determinantes socioeconómicos muy poderosos».

EL COMIENZO DE LOS HOMÍNIDOS

XIV. LOS PRECURSORES DE LOS HOMÍNIDOS

Los humanos pertenecen al infraorden de los Catarrhini, grupo que incluye los monos del Viejo Mundo (superfamilia Cercopithecoidea) y los simios (superfamilia Hominoidea). Los Catarrinos parecen haberse originado en África, con la separación evolutiva entre simios y monos habiendo tenido lugar probablemente entre 30 y 20 millones de años atrás. El linaje humano se originó en algún momento en el lapso comprendido entre hace 10 y 5 millones de años. En este capítulo trataremos principalmente de los primeros simios, el grupo del que evolucionaron los humanos.

Tres puntos destacan en cualquier revisión de la evolución de los catarrinos.

En primer lugar, el registro fósil del grupo no se superpone geográficamente, en su mayor parte, con las áreas en donde los catarrinos son más abundantes en la actualidad. El registro fósil antiguo se concentra en África del Norte y en Eurasia, y en cierta manera en África Oriental, mientras que los modernos monos del Viejo Mundo y los simios son más abundantes actualmente en las selvas del África subsahariana y del sudeste de Asia. Este modelo de distribución puede reflejar cambios reales en la historia del grupo o puede ser debido, por lo menos en parte, a la desviación del registro fósil: los hábitats selváticos son generalmente poco adecuados para la preservación fósil.

En segundo lugar, entre los catarrinos vivos, los monos del Viejo Mundo son más abundantes y más diversos que los simios; existen en la actualidad 15 géneros y 65 especies de monos del Viejo Mundo, en comparación con 5 géneros y una docena de es-

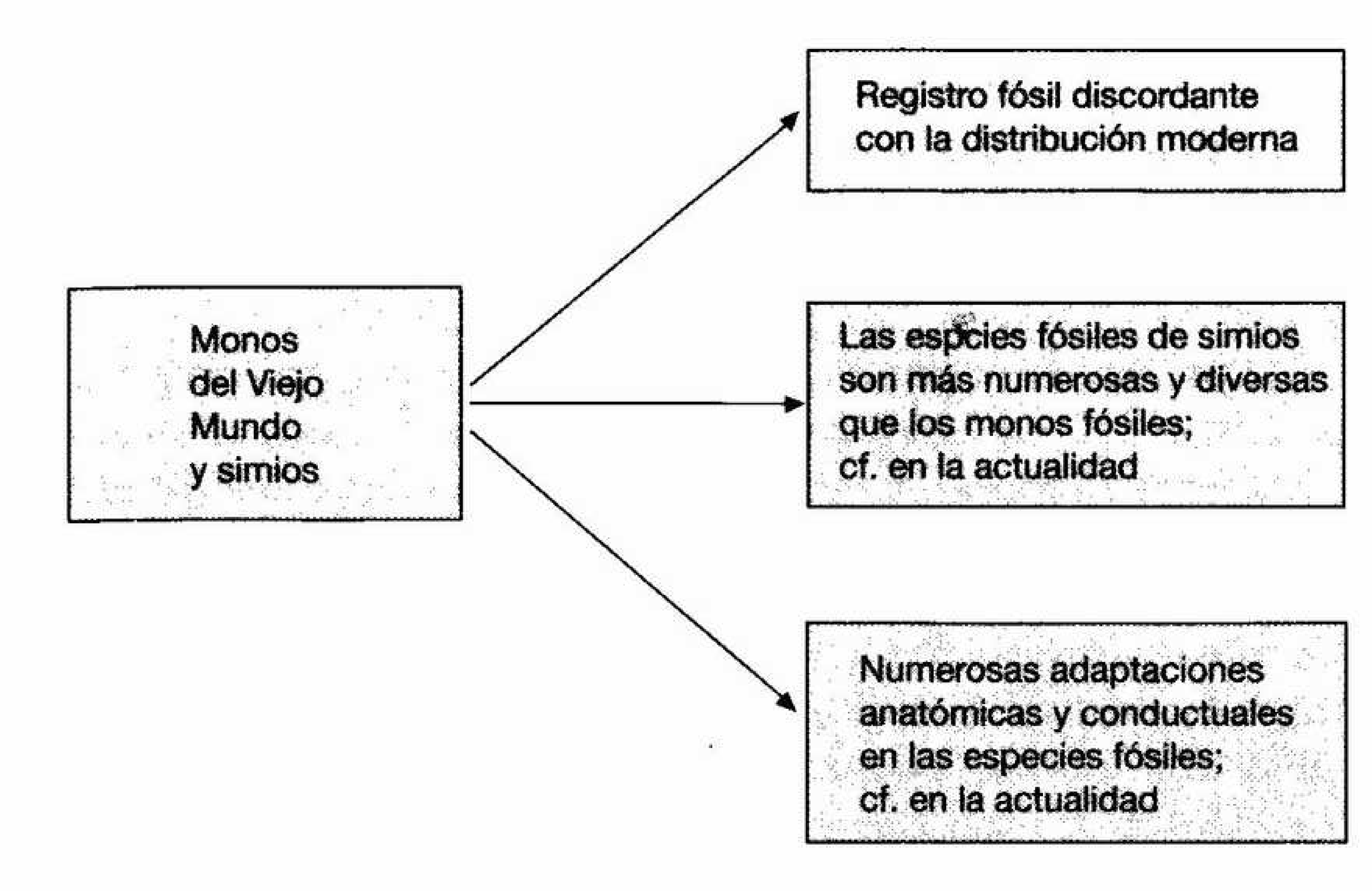
pecies de hominoides, mientras que en las primeras etapas de la historia del grupo la situación era precisamente la inversa, siendo los simios más abundantes y más diversos que los monos.

Tercero, los simios primitivos no fueron simples versiones arcaicas de las especies actualmente conocidas, sino que eran combinaciones de varios conjuntos de caracteres, simiescos unos, de mono, otros, mientras que otros son simplemente desconocidos entre los grandes primates modernos. Una consecuencia de tales innovaciones anatómicas es que los primeros simios fueron probablemente distintos también en sus conductas, en términos de sistemas de locomoción y actividades alimentarias. Otra consecuencia es que resulta mucho más difícil predecir el aspecto y la actividad de las diversas especies ancentrales, entre las cuales el antecesor del lenguaje humano.

Si el registro fósil actual constituye un razonable reflejo de la historia de los catarrinos, entonces puede discernirse un cierto número de tendencias generales —en el tamaño corporal, en el tamaño cerebral y en la adaptación a la locomoción y a la actividad alimentaria; tendencias que son comunes a la mayor parte de grupos que experimentan una radiación adaptativa.

En primer lugar, existe un incremento del tamaño corporal en el conjunto del grupo así como en determinados linajes del mismo, en particular en los simios. En segundo lugar, el tamaño cerebral relativo es mayor entre los catarrinos por comparación a los primates prosimios. En tercer lugar, el nicho adaptativo inicial de los cuadrúpedos, arborícola y frugívoro (que se alimenta de frutos) se ensancha: los modos de locomoción empiezan a incluir actividades de trepar (en los simios solamente) y de terrestrialidad (en simios y monos); la alimentación a base de hojas (folívora) se hace más importante en el conjunto del grupo (principalmente entre los monos).

El registro fósil actual es inevitablemente incompleto, tal como se ha puesto de relieve recientemente con el descubrimiento de dos nuevos géneros de simios del Mioceno Medio del África Oriental. Nuestras ideas acerca de la diversidad de los simios del Mioceno pueden verse ampliadas en un futuro, aunque es menos probable que el estudio de los nuevos fósiles altere nuestra representación de los principales patrones adaptativos del grupo.



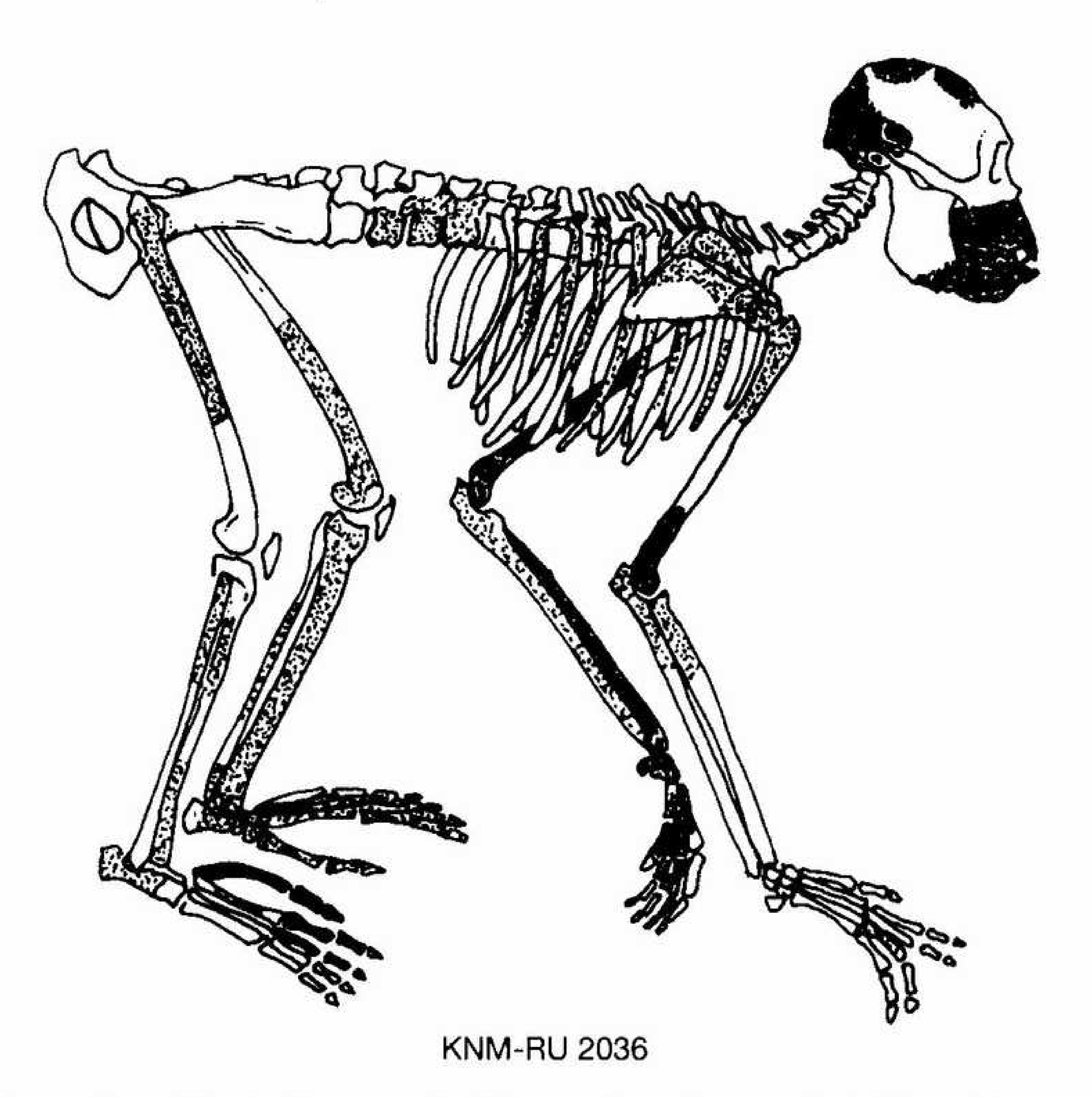
Características del registro fósil de los catarrinos. La principal lección que se deriva de las características generales del registro fósil de los catarrinos es que no siempre el pasado es una clave directa para desentrañar el pasado.

El fósil significativo más antiguo que conocemos de los antropoides del Viejo Mundo fue encontrado en Fayum, una provincia de Egipto, en una zona de cárcavas áridas a unos 100 kilómetros al sudoeste de El Cairo que 35 millones de años atrás eran un mosaico de selvas húmedas y terrenos boscosos. Durante más de dos décadas de excavaciones en el lugar, el paleontólogo de la Universidad de Duke, Elwyn Simons y sus colegas han recuperado restos del cráneo y del postcráneo de una media docena de géneros de primates con una gama de pesos corporales estimados que va desde los 0,3 kg del más pequeño (*Qatrania*) a los 6 kilogramos del mayor (*Aegyptopithecus*). En su mayor parte, los primates de Fayum parecen haber sido algo así como monos frugívoros.

Aunque una de las especies —*Aegyptopithecus zeuxis*— fue considerada antiguamente como un simio primitivo se piensa actualmente que todas las especies de Fayum son anteriores a la divergencia evolutiva, en la cepa antropoidea, de los monos del Viejo Mundo y los simios. *Aegyptopithecus*, o alguna forma parecida, como su contemporáneo en Fayum *Propliopithecus* puede repre-

sentar la cepa básica de los antropoides del Viejo Mundo. Algunos autores consideran posible que alguna forma próxima a *Aegyptopythecus* y sus contemporáneos pueda representar la condición antropoide básica previa a la separación entre los antropoides del Viejo Mundo y los del Nuevo Mundo.

De acuerdo con Simons, *Aegyptopythecus* fue «un cuadrúpedo básicamente arborícola» aunque « sin ninguna evidencia acerca de su posible tendencia a columpiarse o a andar erguido». Desde un punto de vista conductual, la forma viviente más próxima a *Aegyptopythecus* es *Alouatta*, el mono aullador del Nuevo Mundo.



KNM-RU 2036

Reconstrucción de *Proconsul africanus* basada en material descubierto antes de 1959 (sombreado) por Mary Leakey y, en 1980, en las colecciones del museo de Nairobi, por Alan Walker y Martin Pickford. Este individuo, una hembra joven que vivió hace unos 18 millones de años, reúne características de los monos modernos (en su largo tronco y en los huesos de brazos y manos) y de los modernos simios (en hombros y codos, así como en sus características craneales y dentarias). (Por cortesía de Alan Walker.)

«Este parecido es debido a una adaptación similar y no a una relación genética» —destaca Simons.

Muy recientemente parece fuera de duda, como consecuencia de la acumulación de fósiles hallados en Fayum, que en por lo menos tres de aquellas especies —*Aegyptopythecus, Propliopithecus* y *Apidium*— existe una significativa diferencia de tamaños entre machos y hembras. Este dimorfismo sexual —específicamente en mandíbulas y dientes—, en base a los modelos existentes en las especies modernas, en que los machos son significativamente mayores que las hembras podría tener implicaciones para la estructura social (véase capítulos XI y XII). Por ejemplo, el mayor tamaño de los machos podría ser el resultado de la competencia entre machos para el acceso a las hembras en el seno de algún tipo de sistema poligínico.

Después de los tiempos de Fayum, que corresponden al intervalo de entre hace 37 y 32 millones de años (Oligoceno tardío) el registro fósil de los catarrinos es prácticamente inexistente hasta el Mioceno temprano (de entre 23 y 17 millones de años de antigüedad). En este caso debemos viajar hasta África Oriental de donde proceden las evidencias del primer grupo de simios, especialmente con fósiles de *Proconsul*, una criatura frugívora y sexualmente dimórfica que vivió hace 18 millones de años, y de los primeros monos del Viejo Mundo.

Proconsul es un muy buen ejemplo de la naturaleza «en mosaico» de los primitivos simios tal como lo ponen de manifiesto algunos inusualmente abundantes restos esqueléticos encontrados en el oeste de Kenya. «Por el esqueleto de la extremidad anterior, en la región del hombro y del codo, era francamente simiesco», señala Alan Walker de la Johns Hopkins University, «aunque los huesos del brazo y la mano se parecen más a los de los monos; en cambio en la extremidad posterior sucede al revés: los huesos de la pantorrilla y del pie son simiescos mientras que los de la parte superior de la extremidad lo son menos». Las vértebras lumbares son asimismo interesantes y más parecidas a las de los gibones que a las de los monos del Viejo Mundo o a las de los grandes simios.

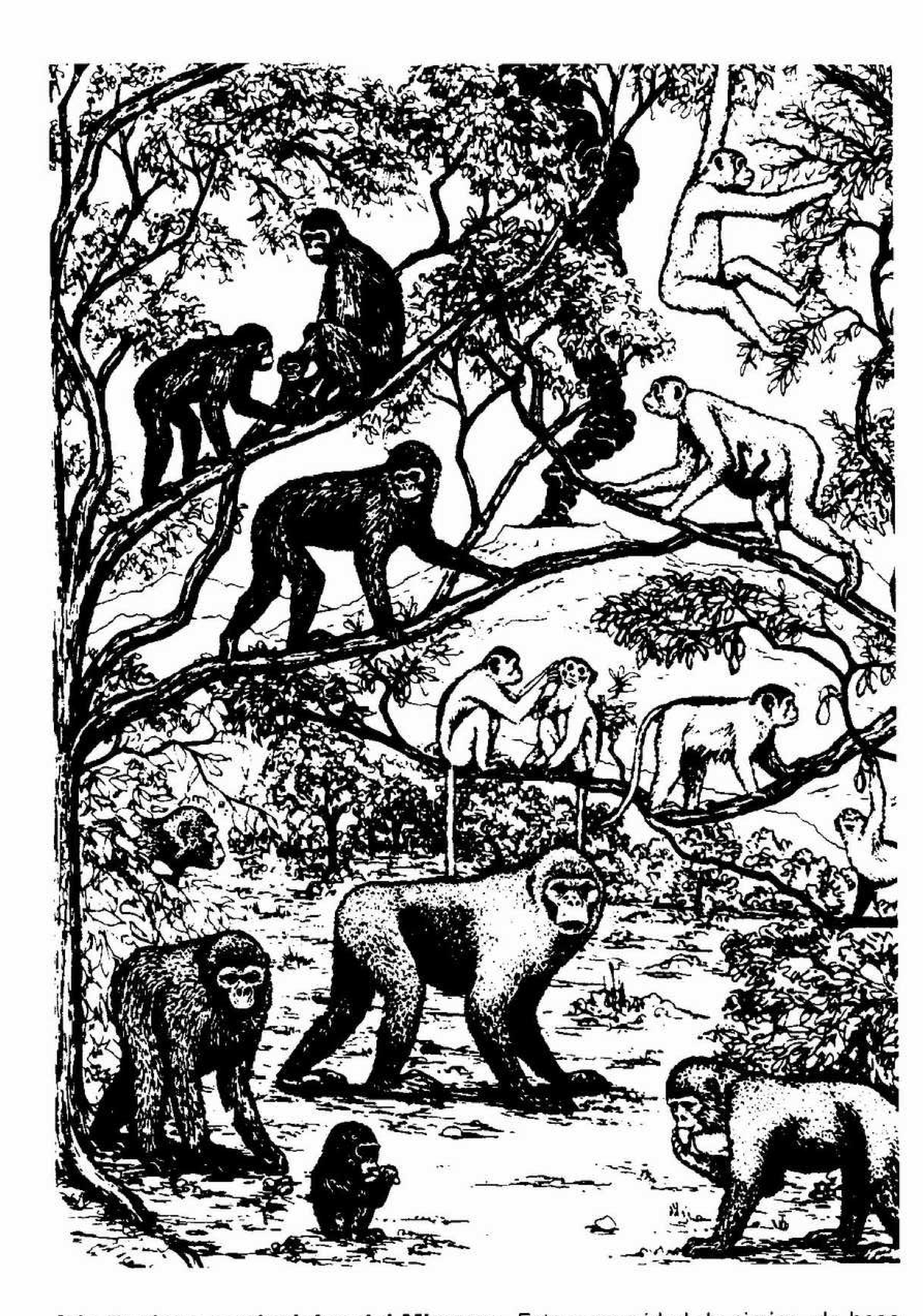
Esta constitución anatómica implica una mezcla de componentes de mono y de simio por lo que respecta a la locomoción, una

combinación de la marcha y el salto propia de los cuadrúpedos con movimientos verticales de columpiado y otros de balanceo. La constitución de *Proconsul* nos permite asimismo una saludable prevención frente a una interpretación exagerada del registro fósil: si los huesos del brazo y la mano fueran lo único que hubiéramos encontrado de dicha criatura habríamos dicho que se trataba de un mono; de manera similar los análisis basados únicamente en el pie y la pantorrilla hubieran apostado por un simio, lo mismo que en el caso del hombro y el codo.

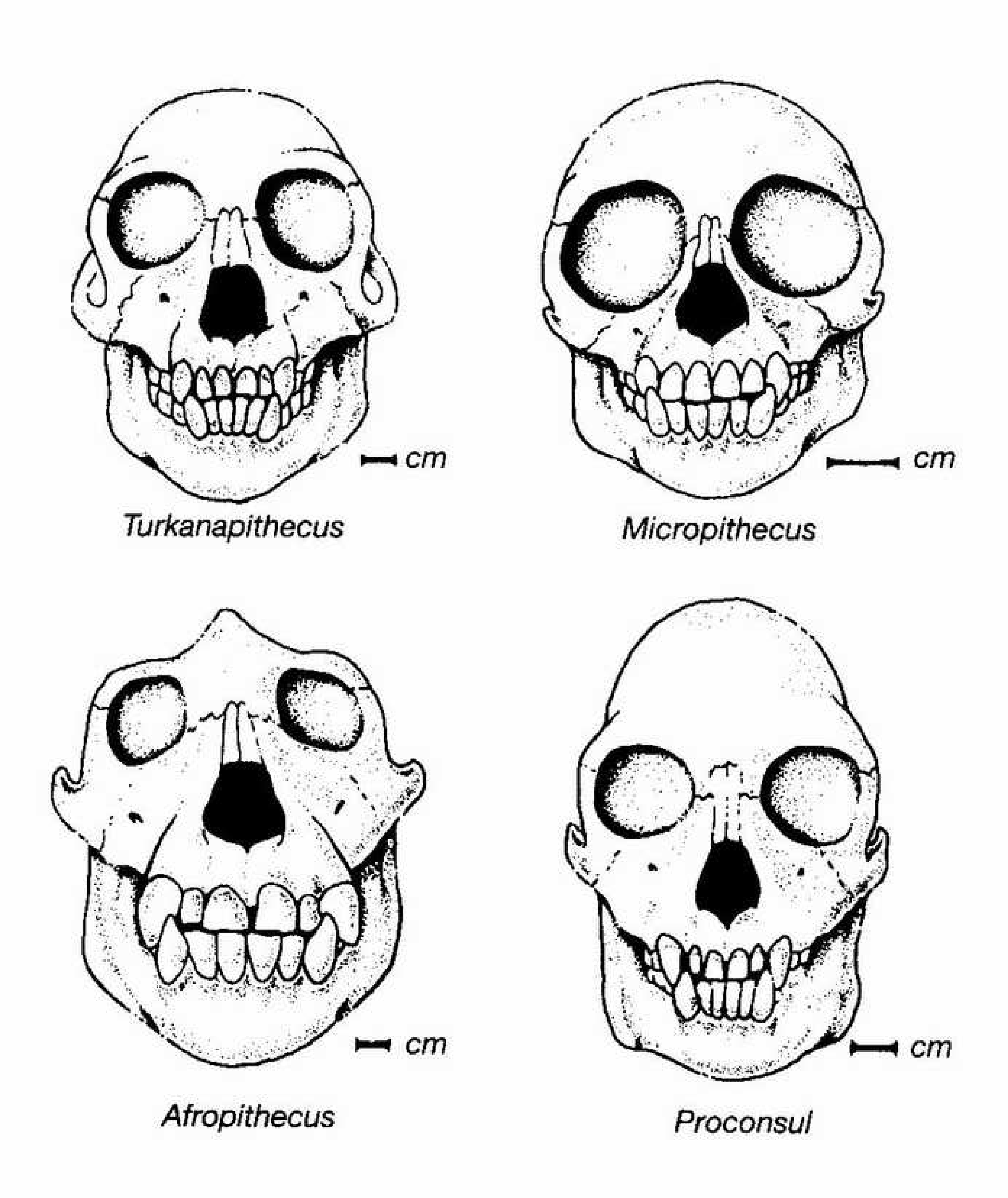
El Mioceno temprano fue una época de aumento de la diversidad entre los protosimios, que constituyen como mínimo una media docena de géneros y más del doble de especies. Estos primeros simios estuvieron confinados en África hasta hace unos 18 millones de años, cuando el continente volvió a juntarse con Eurasia. Los simios se cuentan entre las numerosas especies africanas que tomaron parte en el subsiguiente intercambio faunístico entre las dos masas continentales, un evento que se vio acompañado por una ulterior diversificación a medida que nuevas regiones geográficas eran ocupadas. Fue aproximadamente por esta época que el linaje que eventualmente daría lugar a las modernas especies de gibones se separó del tronco hominoide básico.

Desde el Mioceno medio hasta el Mioceno tardío (entre 17 y 8 millones de años atrás) los hominoides fósiles proceden principalmente de Eurasia, aunque el registro fósil del África Oriental aumenta rápidamente. Existe un vivo debate acerca de la clasificación más adecuada que debe darse a este abanico de especies diversas. Una década atrás era común ver publicadas filogenias que establecían enlaces ciertos entre los hominoides modernos y las especies fósiles del Mioceno medio, relacionadas por líneas continuas a lo largo de grandes períodos de tiempo evolutivo, aunque las evidencias fósiles intermedias eran, en casi todos los casos, virtualmente ausentes. En la actualidad los investigadores son más cautos, y reconocen que sólo un hominoide viviente —el orangután— puede ser asociado con alguna certidumbre con un simio del Mioceno medio —*Sivapithecus*.

Hasta hace muy poco tiempo algunos estudiosos dividían los hominoides del Mioceno medio en dos grupos —«driomorfos» y «sivamorfos»— en base principalmente a las características de



Isla Rusinga a principios del Mioceno. Esta comunidad de simios, de hace 18 millones de años, ilustra parte de la diversidad de especies que sería más tarde característica de los monos. Arriba a la izquierda *Proconsul africanus*; arriba a la derecha, *Dendropithecus macinnesi*; en el centro, *Limnopithecus legetet*, y, abajo, *Proconsul nyanzae*. (Por cortesía de John Fleagle/ Academic Press.)



Simios del Mioceno. Estos rostros de simios africanos, de unos 18 millones de años de antigüedad, ilustran la diversidad morfológica de los simios miocénicos. (Por cortesía de John Feagle/ Academic Press.)

mandíbulas y dientes. Los driomorfos, llamados así por las varias especies de *Dryopithecus* que vivieron en Europa, eran —se decía— algo simiescos (en el sentido moderno) por sus mandíbulas y dientes y habían sido denominados a veces simios dentales. Por su parte los sivamorfos, que recibían su nombre de las diversas especies de *Sivapithecus* halladas en Eurasia se agrupaban a parte por sus mandíbulas más robustas y sus dientes recubiertos de un grueso esmalte. Las estimas del peso corporal de distintas especies de *Sivapithecus* oscilan entre los 20 y los 90 kilogramos, con un aparente dimorfismo sexual en cada una de ellas.

Aunque de postcráneo no tan bien conocido como el de *Proconsul, Sivapithecus* puede ser descrito como de locomoción casi definitivamente hominoide, aunque no parece apropiada una clasificación precisa en este sentido si atendemos a las especies modernas. Lo que relaciona filogeneticamente a *Sivapithecus* con el orangután son varias homologías compartidas-derivadas en la cara inferior y en el paladar. Sin embargo, tal como cuidadosamente señala Pilbeam, «*Sivapithecus* no es un orangután, ni el orangután es un fósil viviente». Caracteres faciales compartidos a parte, el orangután ha experimentado una larga evolución desde sus parientes del Mioceno medio. Otros «sivamorfos» son *Gigantopithecus*, un enorme simio terrestre, asiático, que pesaba probablemente más de 150 kilogramos y *Kenyapithecus*, que vivió en África. Hasta hace poco tiempo también se incluían en el grupo las especies eurasiáticas de *Ramapithecus*, aunque muchos investigadores consideran actualmente que se trata del mismo género que *Sivapithecus*.

La nítida separación en «driomorfos» y «sivamorfos» del Mioceno medio ha resultado ser una simplificación artificial. Por ejemplo, el grueso esmalte —la robusta estructura dental que se consideró que identificaba a los «sivamorfos»— ha resultado ser mucho más complejo de lo que se pensaba. Como resultado de esta forma de ver las cosas, actualmente se considera que el grupo es mucho más heterogéneo: «No es un grupo natural», tal como Pilbeam y su colega Jay Kelley han señalado, y la misma calificación se aplica a los «driomorfos».

El conjunto del retrato de la evolución de los hominoides en el Mioceno empieza ahora a ser considerada como un conglomerado de series de repetidas explosiones de radiaciones adaptativas, cada una de las cuales con una duración de 2 a 3 millones de años. Establecer relaciones filogenéticas verticales o en el seno de algún período de tiempo en particular, se hace por tanto extremadamente arriesgado, sino del todo imposible, con el parcelado registro fósil actual. Dado el vacío fósil que precede el registro hominoide fósil y el hiato aún mayor que antecede a los modernos grandes simios africanos, cualquier conjetura acerca de la identidad del antecesor de los hominoides modernos no puede ser más que, precisamente, una conjetura. Para muchas personas esta conjetura po-

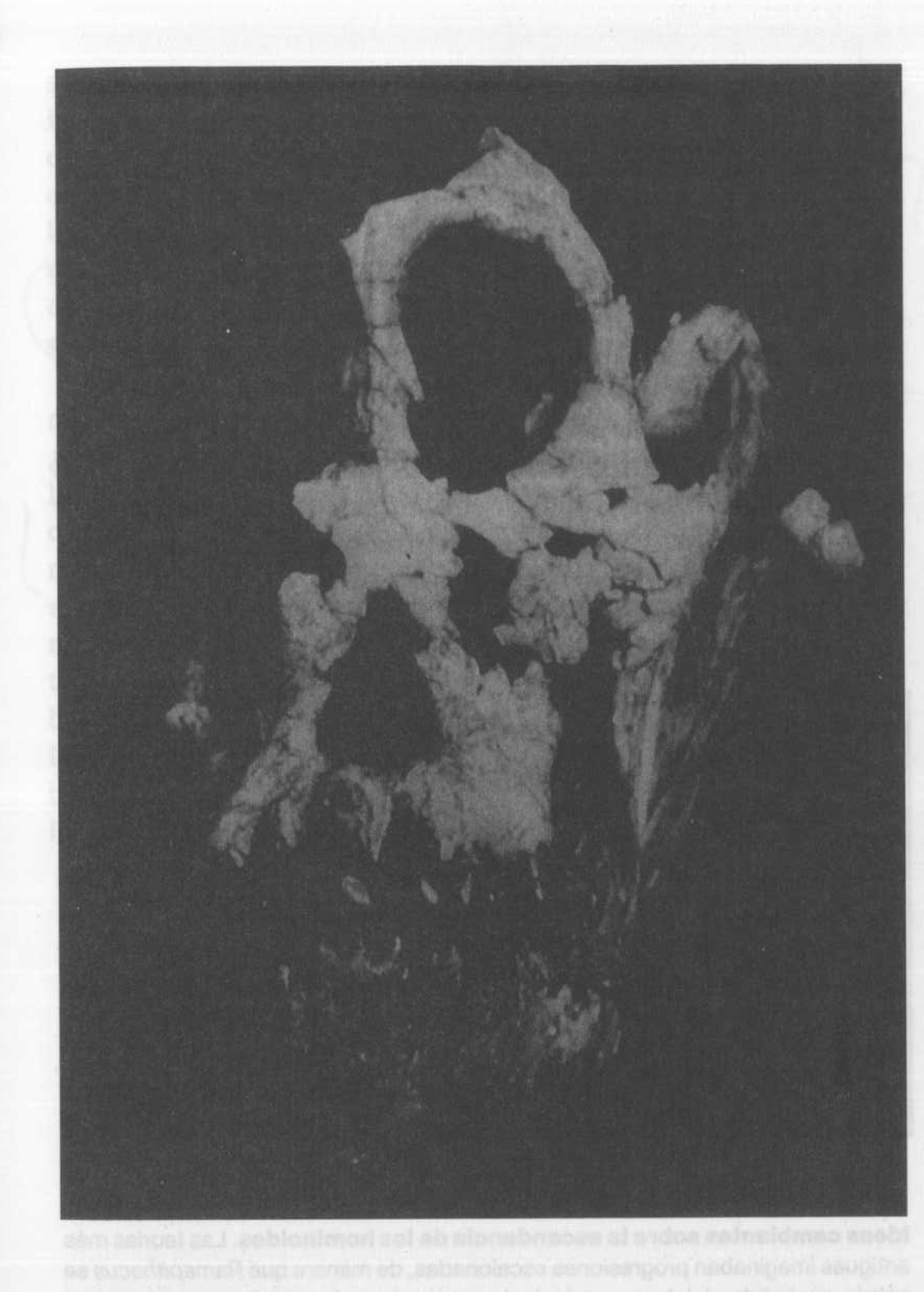
dría ir en la dirección de algo que, antes, podría haber sido denominado como un «sivamorfo».

Durante dos décadas, a contar desde principios de los años sesenta, *Ramapithecus* ha ocupado un lugar especial en la paleoantropología, siendo considerado por muchos investigadores como el primer homínido, otorgando al origen de los humanos una antigüedad de por lo menos 15 millones de años. Entre los caracteres que se pensaba que relacionaban los *Ramapithecus* con los homínidos están la robustez de la mandíbula, con grandes molares coronados por gruesas capas de esmalte, un conjunto de caracteres que fueron considerados como especializaciones homínidas. Sin embargo la combinación de diversas aportaciones ha desposeído a *Ramapithecus* de su putativo estatus homínido.

En primer lugar, las evidencias procedentes de la biología molecular implican que los orígenes de los homínidos están más próximos a los 5 millones de años que a los 15 millones (véase el capítulo X). En segundo lugar, el grueso esmalte parece ser un carácter primitivo y no una especialización homínida. (De hecho el grosor del esmalte es un carácter mucho más complejo de lo que se había imaginado —véase el capítulo XVI). Tercero, el indudablemente homínido *Australopithecus afarensis* fue en muchos sentidos más simiesco que el propio *Ramapithecus* y, además, con una datación de 3 millones de años, vivió bastante después que *Ramapithecus*. En cuarto lugar —y el remache, para muchos— por el descubrimiento a principios de la década de los ochenta de que *Sivapithecus* está filogeneticamente relacionado con el orangután.

La lógica de este último punto fue la siguiente. Se consideraba que *Ramapithecus* estaba estrechamente emparentado con *Sivapithecus*. De manera que si *Sivapithecus* tenía alguna relación con el orangután, entonces también *Ramapithecus.* Y además, porque se sabe que los homínidos están estrechamente relacionados con los simios africanos —chimpancés y gorila— y no con el simio asiático, el orangután. Ergo, *Ramapithecus* no puede ser un homínido.

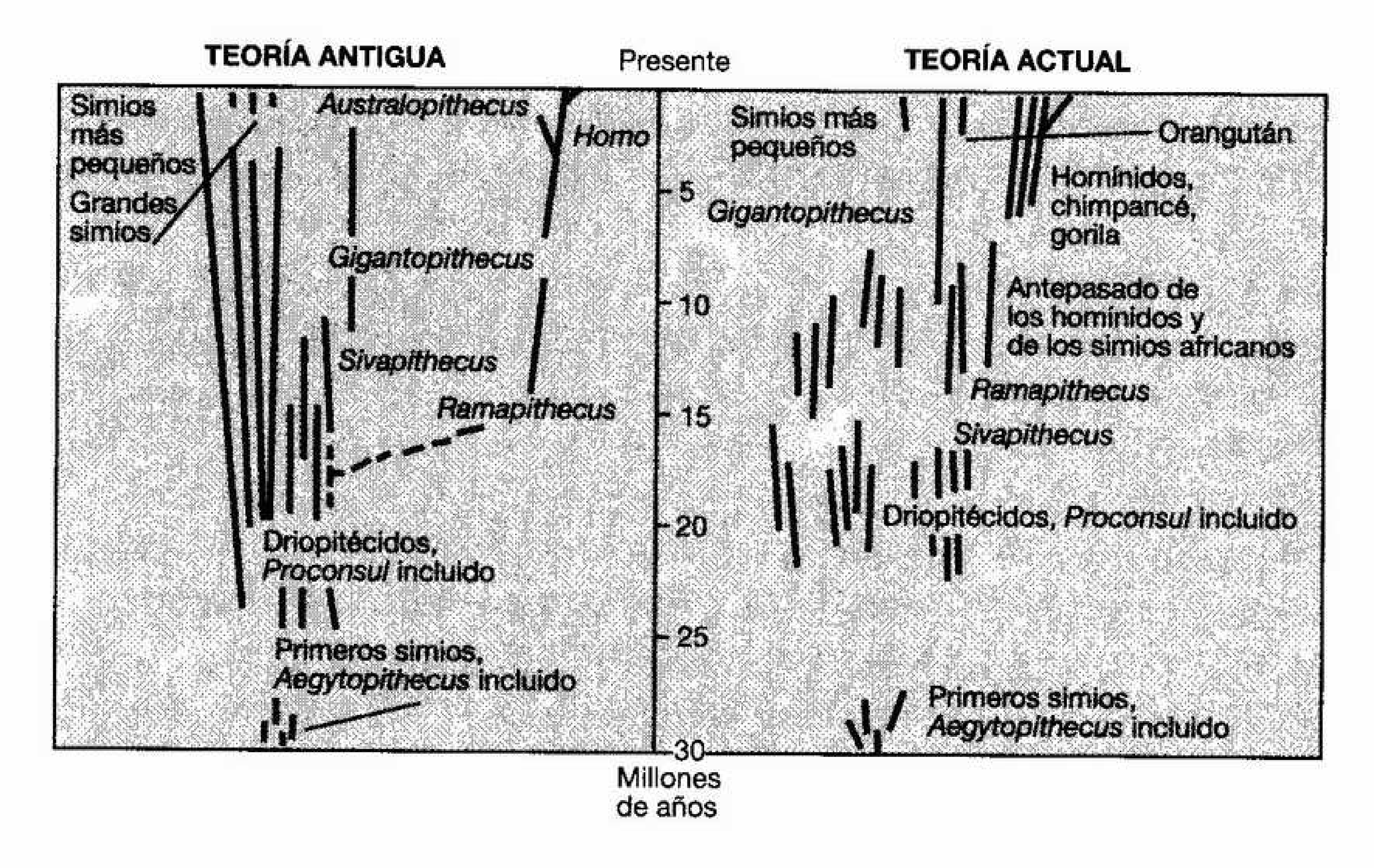
De manera que *Ramapithecus* ya no siguió siendo considerado un homínido y bien pronto perdió incluso el nombre de *Ramapithecus*, siendo subsumido bajo *Sivapithecus*. La pregunta es, ¿De dónde derivan, pues, los homínidos?



Sivapithecus. Este ejemplar de *Sivapithecus indicus*, con una antigüedad de ocho millones de años, procede de la meseta de Potwar, en Pakistán. El animal tenía aproximadamente el tamaño de un chimpancé, pero con la morfología facial de un orangután; comía frutos blandos (detectado por las pautas de desgaste de los dientes) y era, probablemente, en lo fundamental, de vida arborícola. (Por cortesía de David Pilbeam.)

El registro hominoide fósil entre 7 millones y unos 4 millones atrás es, otra vez, casi nulo, tanto en África como en Eurasia. Este lapso coincide de forma incidental con la época en la cual, a juzgar por las evidencias existentes, decreció la diversidad en los hominoides (simios) al tiempo que aumentaba la de los cercopitecoides (monos del Viejo Mundo). Pero, si encontráramos pruebas fósiles de los precursores inmediatos de los homínidos, ¿qué aspecto deberíamos esperar que tuvieran? tal criatura debería ser también el precursor inmediato de chimpancés y gorilas.

Desde el punto de vista de la dentición, conjetura David Pilbeam, «podría tener caninos dimórficos y molares con gruesos recubrimientos de esmalte y muy dimórficos». (Casi con toda probabilidad habría sido principalmente frugívoro). El dimorfismo



Ideas cambiantes sobre la ascendencia de los hominoides. Las teorías más antiguas imaginaban progresiones escalonadas, de manera que *Ramapithecus* se habría escindido del tronco principal como primer homínido hace al menos 15 millones de años, con lo que se habría abierto un gran abismo entre los homínidos y los antropomorfos. La historia de los hominoides, como la de muchos grupos animales. se contempla ahora como una estructura arbustiforme, mucho más intrincada. *Ramapithecus* ya no figura como primer homínido, y el abismo entre homínidos y antropomorfos, en particular los antropomorfos africanos, ha quedado cerrado.

sexual podría haber alcanzado el tamaño corporal, pesando las hembras unos 30 kilogramos y los machos quizá el doble, con la estructura social poligínica que esto implica. El cuerpo podría ser el de un hominoide genérico: «brazos y piernas podrían haber sido largos y el pecho ancho. La región lumbar es un problema: ¿tendría seis vértebras lumbares como en los primitivos homínidos, cinco como en los gibones, o tres o cuatro como en los grandes simios?».

Sin lugar a dudas estamos hablando de una criatura principalmente arborícola, más que de una especie de chimpancé, pero ¿cuál era su sistema de locomoción mientras habitó en el suelo? Si las evidencias recientes procedentes de la biología molecular son ciertas, en el sentido de que los humanos y los chimpancés están relacionados de una manera única (véase el capítulo X), entonces el propio protohomínido/protochimpancé debió andar sobre sus nudillos, tal como lo hacen los modernos chimpancés y gorilas. O, tal vez, como señala Pilbeam, «pudo haber incluido la marcha sobre los nudillos en su repertorio posicional». En este caso el modelo locomotor del protohomínido/protochimpancé debió haberse transformado eficazmente hacia un tipo de marcha sobre los nudillos en un caso y en un bipedismo en el otro.

XV. EL ORIGEN DEL BIPEDISMO

«El andar de los humanos es un asunto arriesgado», había dicho el antropólogo británico John Napier. «Una fracción de segundo más y el hombre caería de bruces; de hecho, a cada paso se coloca y se columpia al borde de la catástrofe.» La mayoría de las adaptaciones anatómicas —esqueléticas y musculares— del bipedismo tienen que ver con el mantenimiento del equilibrio y la evitación de dicha catástrofe.

Aunque *Homo sapiens* no es el único primate que puede andar sobre dos pies —por ejemplo, los chimpancés y los gibones lo hacen a menudo cuando las circunstancias lo requieren— ningún otro primate lo hace de forma tan habitual. La rareza del bipedismo habitual entre los primates —y entre el conjunto de los mamíferos— ha llevado a la asunción de que es algo ineficaz y por tanto de desarrollo improbable y, en consecuencia, los antropólogos han buscado a menudo explicaciones «especiales» —es decir, esencialmente humanas— para el origen del bipedismo.

Estrechamente relacionada con lo anterior se halla la insidiosamente seductora asunción que una vez un simio es bípedo sus manos quedan «liberadas», liberadas para transportar objetos —alimento, por ejemplo—, y para manipular cosas, como herramientas y armas. Tan poderosa es esta noción que a menudo resulta difícil escapar a la creencia de que el bipedismo evolucionó *para* liberar las manos.

Sin embargo, de forma bastante alejada de esta visión antropocéntricamente sesgada en la que, tal como hemos visto en el capítulo III, el origen de los homínidos es identificado a menudo con el origen del hombre, la hipótesis de las manos libres puede ser considerada como un buen ejemplo de los peligros potenciales que

encierra el intento de explicar el origen de una estructura o función actuales en términos de su utilidad presente. En último término, es improbable que el cerebro humano se haya desarrollado para que la gente pueda escribir sinfonías o calcular promedios de bateo en el béisbol. De manera que aunque es posible que el andar erguido se haya desarrollado a consecuencia de las ventajas que comporta tener las manos libres en orden a transportar o hacer cosas, deben explorarse asimismo otras explicaciones.

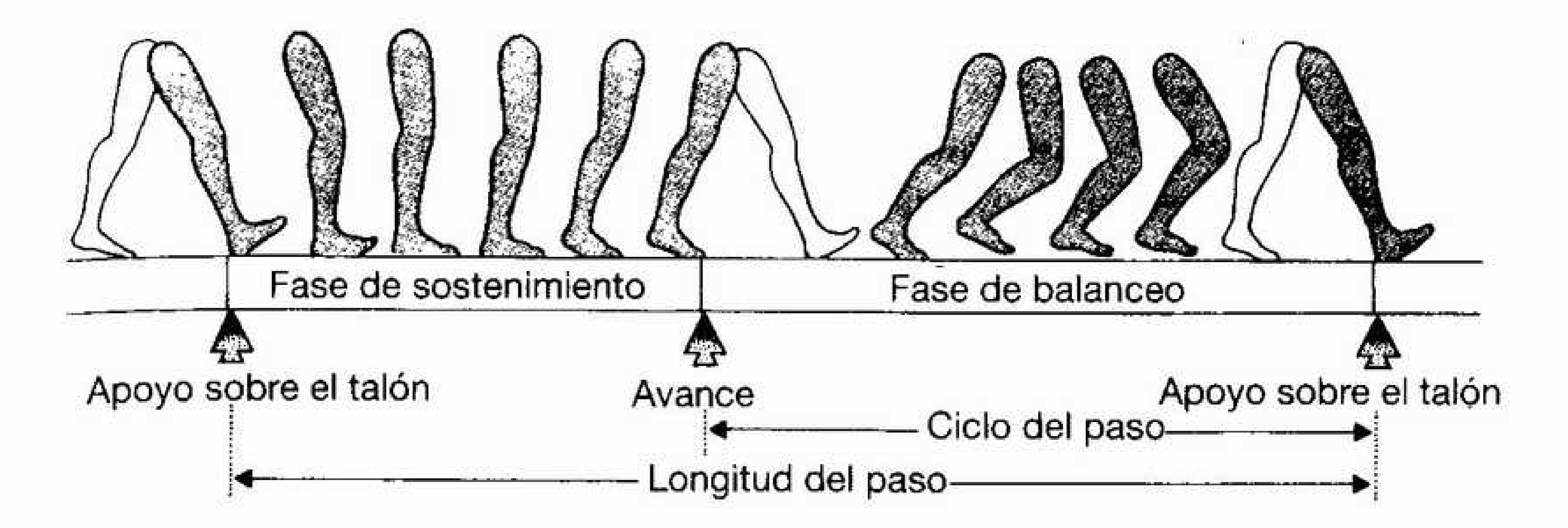
La evolución humana es considerada a menudo en términos de cuatro innovaciones principales en relación con la adaptación hominoide básica: la marcha erguida, la reducción de los dientes anteriores y el aumento de los molares, la elaboración de una cultura material y un incremento significativo del tamaño cerebral. Sin embargo, tal como indican los fósiles y los restos arqueológicos conocidos, tales innovaciones emergieron en intervalos separados a lo largo de la evolución de los homínidos; en otras palabras, muestran un modelo de evolución en mosaico.

La confección de herramientas de piedra parece haberse originado poco más o menos en la misma época que la expansión significativa del cerebro, hace unos 2,5 millones de años. Los fósiles homínidos más antiguos conocidos —de Etiopía y Tanzania— están datados un millón de años antes y muestran una significativa adaptación al bipedismo en combinación con un modelo dentario homínido aunque con algunos rasgos simiescos. De acuerdo con las estimas generalmente admitidas, tales criaturas —*Australopithecus afarensis*— vivieron aproximadamente 3 millones de años después del origen del linaje de los homínidos, que se sitúa unos 6,5 millones de años atrás.

Es por tanto posible que la primera especie de homínido —suponiendo que alguna forma precediera *A. afarensis*— pueda haber sido una criatura simiesca en todos sus aspectos, excepto en su adaptación a la marcha erguida. En este caso el bipedismo habría sido la adaptación homínida primaria.

En este capítulo estudiaremos alguna cosa de la mecánica del bipedismo, el contexto ecológico en el que pudo haberse originado y el desarrollo de hipótesis que pretende dar cuenta de su evolución.

El paso, en el bipedismo humano, implica un flujo armónico de

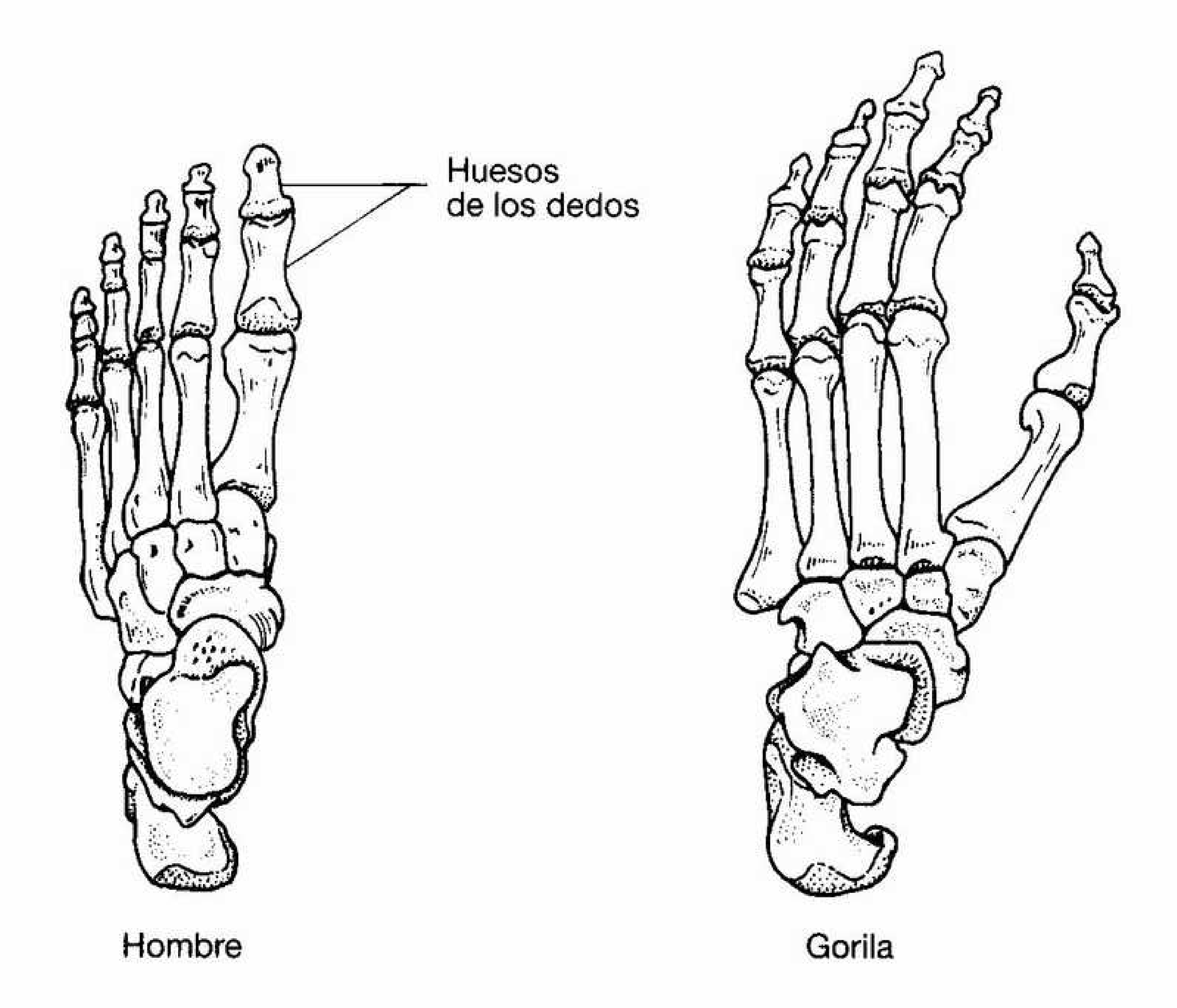


Fases del bipedismo. La marcha erguida de los humanos requiere una fluida alternancia de movimientos entre la fase de sostenimiento y la fase de balanceo de cada una de las piernas. Los acontecimientos principales son el movimiento de avance, utilizando el dedo mayor del pie, al comienzo de la fase de balanceo y el apoyo sobre el talón, al comienzo de la fase de sostenimiento.

una serie de acciones —en conjunto la fase de sostenimiento y la fase de balanceo— de una y otra extremidad, en alternancia. La pierna avanza, durante la fase de balanceo, utilizando la fuerza del dedo mayor del pie, se balancea por debajo del cuerpo en una posición ligeramente flexionada y finalmente se extiende a medida que el pie toma contacto con el suelo, en primer lugar con el talón (apoyo sobre el talón). Una vez ha tenido lugar tal apoyo sobre el talón, la pierna permanece extendida y proporciona sostén al cuerpo —fase de sostenimiento—, mientras la otra pierna inicia la fase de balanceo, al tiempo que el cuerpo continua su avance hacia adelante, y así repetidamente.

Dos características principales diferencian el bipedismo humano del chimpancé.

En primer lugar los chimpancés son incapaces de extender la articulación de la rodilla —para poner la pierna recta— en la fase de sostenimiento, lo que significa que debe ejercerse fuerza muscular para sostener el cuerpo: pruebe de permanecer de pie con las rodillas ligeramente flexionadas para hacerse una idea. La rodilla humana puede ser «trabada» en posición extendida durante la fase de sostenimiento, lo que minimiza la cantidad de energía muscular necesaria para sostener el cuerpo. La constancia de la posición flexionada en el caso de la pierna del chimpancé también significa que no hay ni empuje con el dedo gordo ni apoyo sobre el talón en la fase de balanceo.



Anatomía del pie. El pie humano es una plataforma, cuya arquitectura es adecuada para el bipedismo, mientras que el pie del gorila es más bien un órgano prénsil. Por consiguiente la principal diferencia estriba en la relación del dedo mayor con los otros dedos del pie: en los humanos aquel es paralelo a los demás, en los simios es oponible. Los huesos del pie del homínido más antiguo conocido, *Australopithecus afarensis*, tienen todos ellos la apariencia de haber estado adaptados al bipedismo, aunque los huesos de los dedos son curvos, lo que implica alguna actividad arborícola.

En segundo lugar durante cada fase de balanceo el centro de gravedad del cuerpo es desplazado hacia la pierna de apoyo (de otro modo podríamos caer de lado) y la tendencia del cuerpo a colapsarse sobre el lado opuesto al de apoyo es contrarrestada por la contracción de los músculos (glúteos abductores) del lado que se encuentra en fase de sostenimiento. En los humanos, debido al ángulo de inclinación del muslo con respecto a la rodilla (ángulo valgus), los dos pies quedan, en reposo, normalmente muy próximos a la línea media del cuerpo. En consecuencia el centro de gravedad no sufre importantes desplazamientos laterales, antes y después, durante cada fase de la marcha.

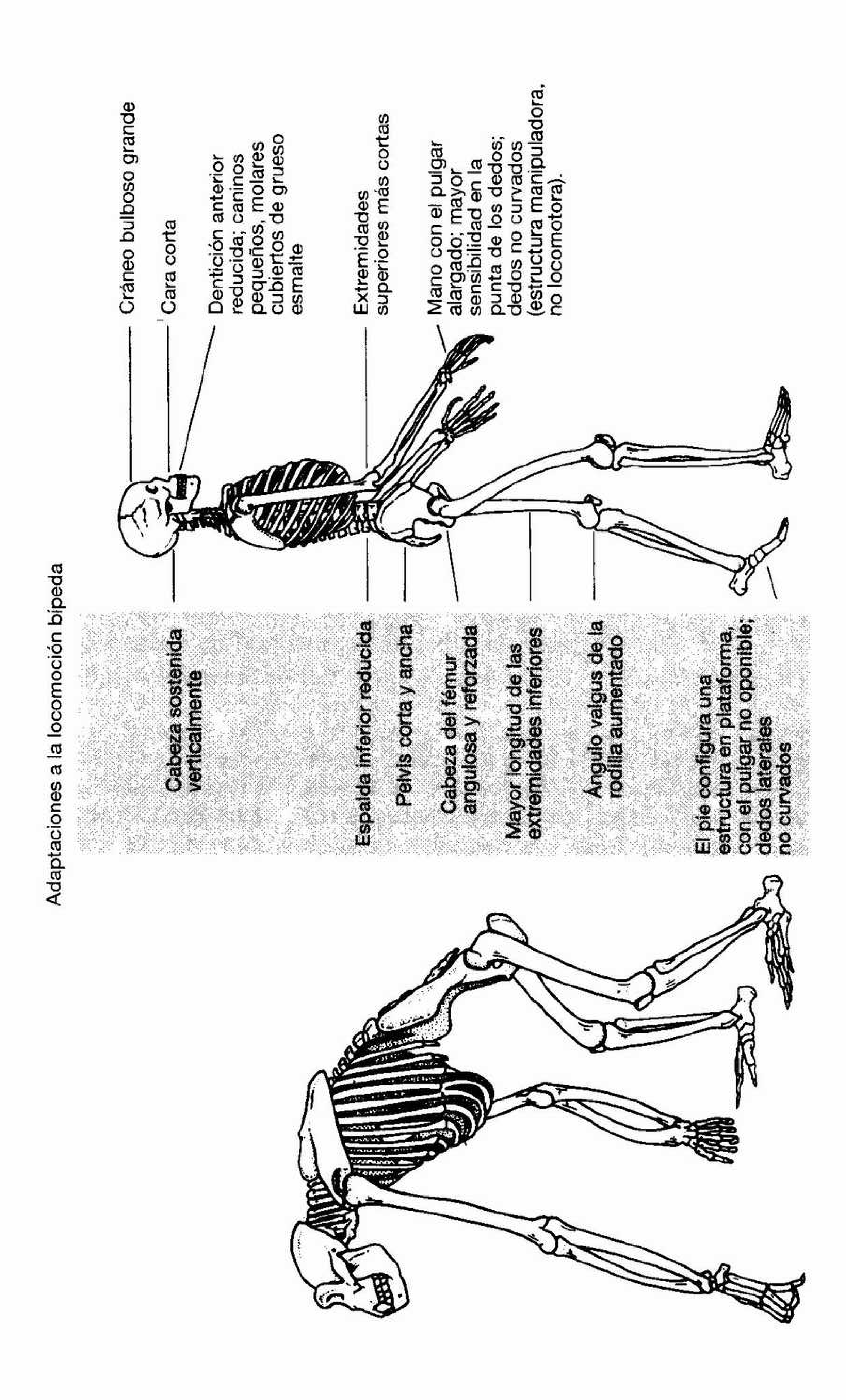
En los chimpancés el hueso del muslo no presenta, en su aproximación a la rodilla, esta inclinación hacia dentro, lo que significa que de ordinario los pies quedan bastante separados, ni tampoco los glúteos abductores están tan desarrollados. Durante la marcha bípeda el animal se ve forzado a desplazar el cuerpo sustancialmente hacia un lado y otro en cada paso para situar el centro de gravedad sobre la pierna de apoyo. Este característico andar de pato se ve exacerbado por el hecho de que en el chimpancé el centro de gravedad es más alto, en relación con la articulación de la cadera, que en los humanos.

La anatomía del chimpancé es un compromiso entre una adaptación para trepar a los árboles y a la terrestrialidad (principalmente a la marcha sobre los nudillos). Tal como veremos más adelante, estas diferencias tienen implicaciones sobre la eficiencia energética.

De modo nada sorprendente, el conjunto de adaptaciones anatómicas subyacentes al bipedismo humano es extenso y entre ellas se cuentan: parte inferior de la columna vertebral curvada; pelvis más corta y ancha y fémur inclinado asistidos por una musculatura reorganizada; extremidades inferiores más largas y con las zonas de superficie articular ampliadas; articulación de la rodilla extensible y un pie en plataforma en el que el dedo gordo, aumentado en tamaño, está dispuesto paralelamente al resto. Frente a este conjunto uno puede, por consiguiente, admirarse de cómo un simio terrestre cuadrúpedo pudo haber experimentado las transformaciones evolutivas necesarias para alcanzar un compromiso bípedo pleno.

La naturaleza de la transformación evolutiva necesaria habría dependido por supuesto de la naturaleza de la adaptación locomotriz del inmediato antecesor de los homínidos. Dicho antecesor pudo haber andado sobre los nudillos, como el chimpancé, o bien tratarse de una criatura mucho más adaptada a la vida arborícola. En cualquier caso la transformación desde el cuadrupedismo al bipedismo no es un cambio tan drástico como al principio puede parecer.

«Todos los primates, con una o dos posibles excepciones, pueden *ponerse* de pie, muchos pueden *estar de pie* sin apoyarse con sus brazos y algunos pueden *andar* erguidos», señala Napier. «En



otras palabras, debemos considerar la postura humana erguida no como una adquisición homínida única sino como la expresión de una antigua tendencia evolutiva de los primates... El motivo dominante de tal tendencia ha sido un cuerpo erecto.» Esta tendencia ha conducido a trepar y a brincar (en los prosimios), al cuadrupedismo (en los monos y en los simios) y a la braquiación (en los simios). En otras palabras, la transformación, del simio al homínido, no es la de un cuadrúpedo auténtico (un perro o un caballo, por ejemplo) hasta un auténtico bípedo, un punto importante si tenemos en cuenta las limitaciones evolutivas que pueden haber operado en el origen de los homínidos.

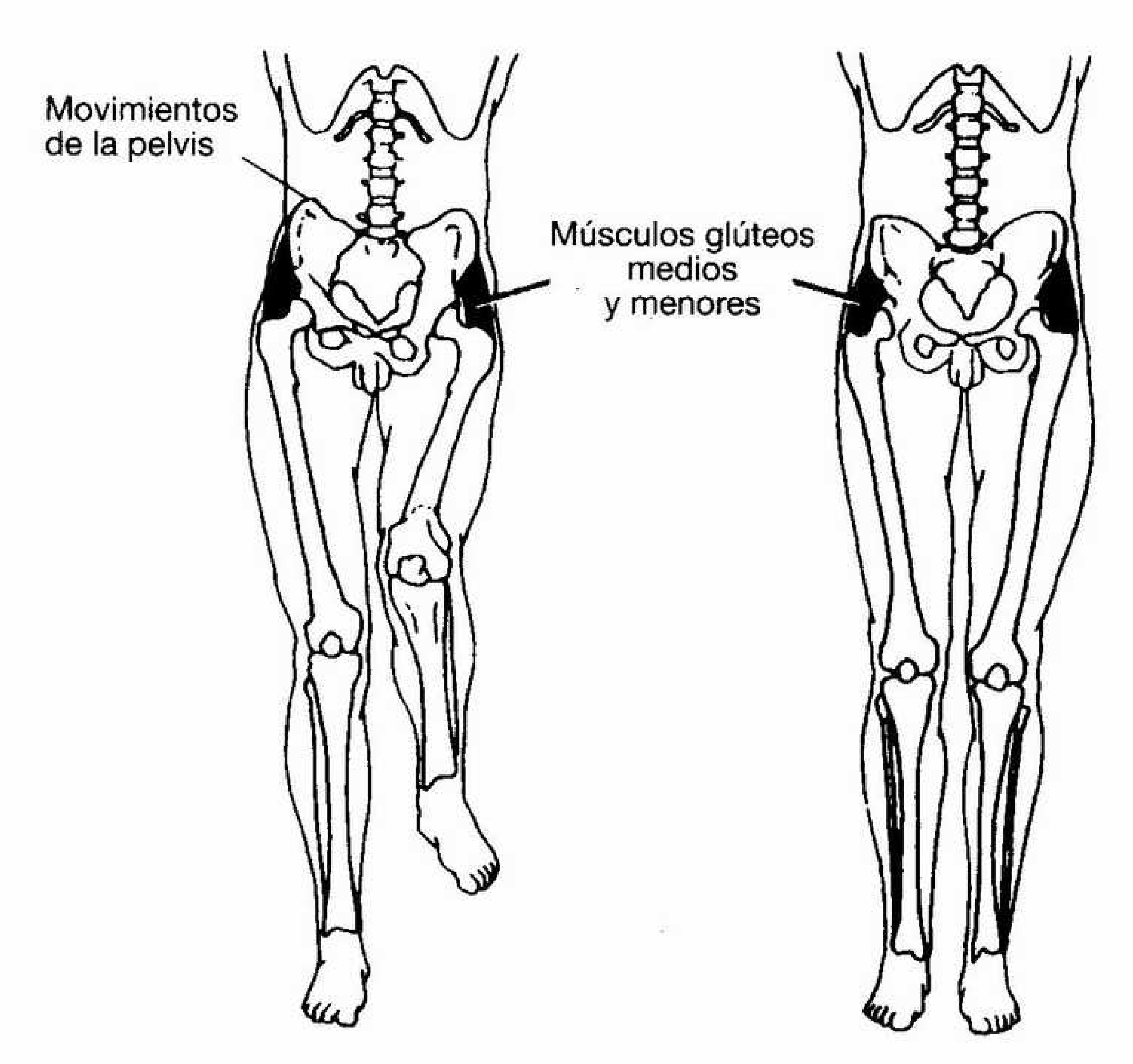
Los homínidos fósiles más antiguos han sido encontrados en África Oriental, en donde 3,5 millones de años atrás existiría un mosaico de ambientes integrado por selvas, terrenos boscosos abiertos y sabana arbustiva, de ordinario próximos al agua. A menos que se trate de una desviación puramente tafonómica, todo parece indicar que los primeros homínidos pudieron haberse desarrollado bajo condiciones ecológicas similares, que por lo general representan hábitats más abiertos que los típicos de los grandes hominoides actuales y extinguidos. En cambio la idea popular acerca de nuestros antepasados caminando desde las densas selvas hacia la sabana graminoide es seguramente más fantasiosa,

Tal como hemos visto (capítulo III), Darwin identificó prácticamente el origen de los homínidos con el origen del hombre y propuso un conjunto evolutivo que incluía el andar erguido, la cultura material, la modificación de la dentición y el aumento de la inteligencia. Para Darwin —y para muchos de sus seguidores— andar erguido era necesario para la elaboración de la cultura: «...las manos y los brazos difícilmente habrían alcanzado la perfección suficiente para la fabricación de armas y para arrojar piedras

◀ **Comparación de los esqueletos**. El del simio, a la izquierda, está adaptado a una forma de cuadrupedismo consistente en andar sobre los nudillos, que se conoce únicamente de chimpancés y gorilas. En cambio el bipedismo humano, a la derecha, implica —tal como se indica— un cierto número de diferencias anatómicas con respecto a la marcha cuadrúpeda. Los antropólogos están divididos con respecto a si el antepasado común de los humanos y los simios africanos andaba a no sobre los nudillos.

y lanzas con puntería... si hubieran continuado siendo usadas habitualmente para la locomoción y para soportar todo el peso del cuerpo».

En los años sesenta este incipiente argumento de «Hombre cazador» encontró una ventaja añadida para el bipedismo al descubrir que aunque los humanos son más lentos y menos eficientes —en términos energéticos— cuando corren a toda velocidad, el paso moderado —en cambio— les permite un gran vigor, suficientemente eficaz para la persecución y muerte final de una presa animal. Y hace poco, a la par con la sustitución de la imagen del «Hombre cazador» por la del «Hombre recolector» (capítulo XXIII) se ha sugerido que la resistencia locomotora proporcionada por el bipedismo permitió a los primeros homínidos el seguimiento de los rebaños migradores y aprovechar oportunísticamente los cadáveres de los jóvenes desafortunados y de los viejos enfermos.



Inclinación de la pelvis. Los músculos glúteos medios y menores unen el fémur (el hueso del muslo) con la pelvis. Dichos músculos se contraen en el lado que está en fase de sostenimiento, lo que impide el colapso en el lado de la pierna que no está apoyada. Sin embargo, la pelvis se inclina, a un lado y otro, durante la marcha (Por cortesía de David Pilbeam.)

Un problema que plantean ambas explicaciones es que no sólo las herramientas de piedra necesarias para tener acceso a la carne de tales cadáveres ofrecen como mucho una datación de 4 millones de años de antigüedad, sino que tampoco tenemos indicación alguna de un consumo regular de carne en la dentición de los primeros homínidos conocidos. De hecho, de acuerdo con las evidencias procedentes de los modelos de microdesgaste de la superficie de los dientes (capítulo XVI), la dieta de los homínidos continuó siendo predominantemente vegetal hasta hace unos 1,5 millones de años, momento del origen de *Homo erectus*.

Otra explicación propuesta para el origen del bipedismo incluía lo siguiente: mejor defensa frente a la depredación al posibilitar ver más lejos con dos piernas que con cuatro en «terreno abierto»; mayor posibilidad de alerta; un cambio en la dieta, a base por ejemplo de semillas, y transportar cosas. Este último aspecto ha dado lugar a dos hipótesis en los últimos años: la hipótesis de la «Mujer recolectora» y el modelo del «Hombre aprovisionador».

«La hipótesis de la «Mujer recolectora» fue un reto ideológico planteado frente al modelo del «Hombre cazador» orientado al macho. Propuesta inicialmente a principios de los años setenta, dicha hipótesis trasladaba algunas innovaciones evolutivas putativas del macho a la hembra. «Las plantas, y no la carne, fueron los principales recursos alimentarios, y las plantas, y no la carne, fueron el centro de la innovación tecnológica y de nuevas conductas sociales», explica Adrienne Zihlman, una antropóloga de la Universidad de California, en Santa Cruz y primer proponente de la hipótesis de la «Mujer recolectora».

Los lazos sociales que pueden suponerse en este caso son los existentes entre las hembras y sus crías, mientras que los machos serían más periféricos, un sistema que formaría un continuo con las estructuras sociales de la mayor parte de los demás primates grandes (capítulo XII). La innovación evolutiva es que, al vivir en un hábitat más abierto que otros hominoides grandes, las hembras de los homínidos debieron recorrer distancias sustanciales duran-

te la búsqueda de alimento, utilizando a veces herramientas de madera para obtener alimentos subterráneos; estas hembras compartían su alimento con sus hijos y a menudo transportaban hijos y alimento durante el forrajeo: he ahí la ventaja selectiva del bipedismo.

La hipótesis de la «Mujer recolectora» es más conservadora que el modelo del «Hombre cazador», puesto que considera a los primeros homínidos básicamente simiescos más que ya especialmente humanos. Sin embargo, la hipótesis pone de relieve la necesidad de transportar cosas —específicamente alimentos, para compartir con las crías—.

La segunda hipótesis reciente que pone de relieve la necesidad de transportar cosas es la del «Hombre aprovisionador», según la cual el macho recolectaba alimento y retornaba con él a alguna especie de campamento base donde era compartido por las hembras y las crías, en especial por «su» hembra y crías. Propuesto en 1981 por Owen Lovejoy de la Kent State University, el modelo encara la cuestión de la pareja y la fidelidad sexual en los apareamientos macho/hembra con un papel importante desempeñado por el macho en la provisión de la dieta alimentaria.

El efecto de tal aprovisionamiento sería que la hembra podría reproducirse a intervalos menores, lo que les daría una ventaja selectiva frente a otros grandes hominoides que —dice Lovejoy— se reproducirían a un ritmo peligrosamente bajo. El sistema sólo podría funcionar si los machos podían estar razonablemente seguros de que los cachorros que ayudaban a criar eran los suyos, de donde la necesidad de la pareja y la fidelidad sexual.

Aunque ha recibido amplia atención, la hipótesis de Lovejoy ha sido vivamente criticada. Una línea de críticas se centra en los cálculos aportados para demostrar que los grandes hominoides se encontraban en desventaja reproductora frente a los humanos. Otros señalan que si los primeros homínidos eran monógamos, entonces resulta muy difícil de explicar el fuerte grado de dimorfismo sexual encontrado en aquellas criaturas, dados nuestros conocimientos acerca de los sistemas sexuales y la estructura social de los primates (capítulos XI y XII).

La explicación más parsimoniosa —y en consecuencia más atractiva científicamente— del bipedismo propuesta en los últi-

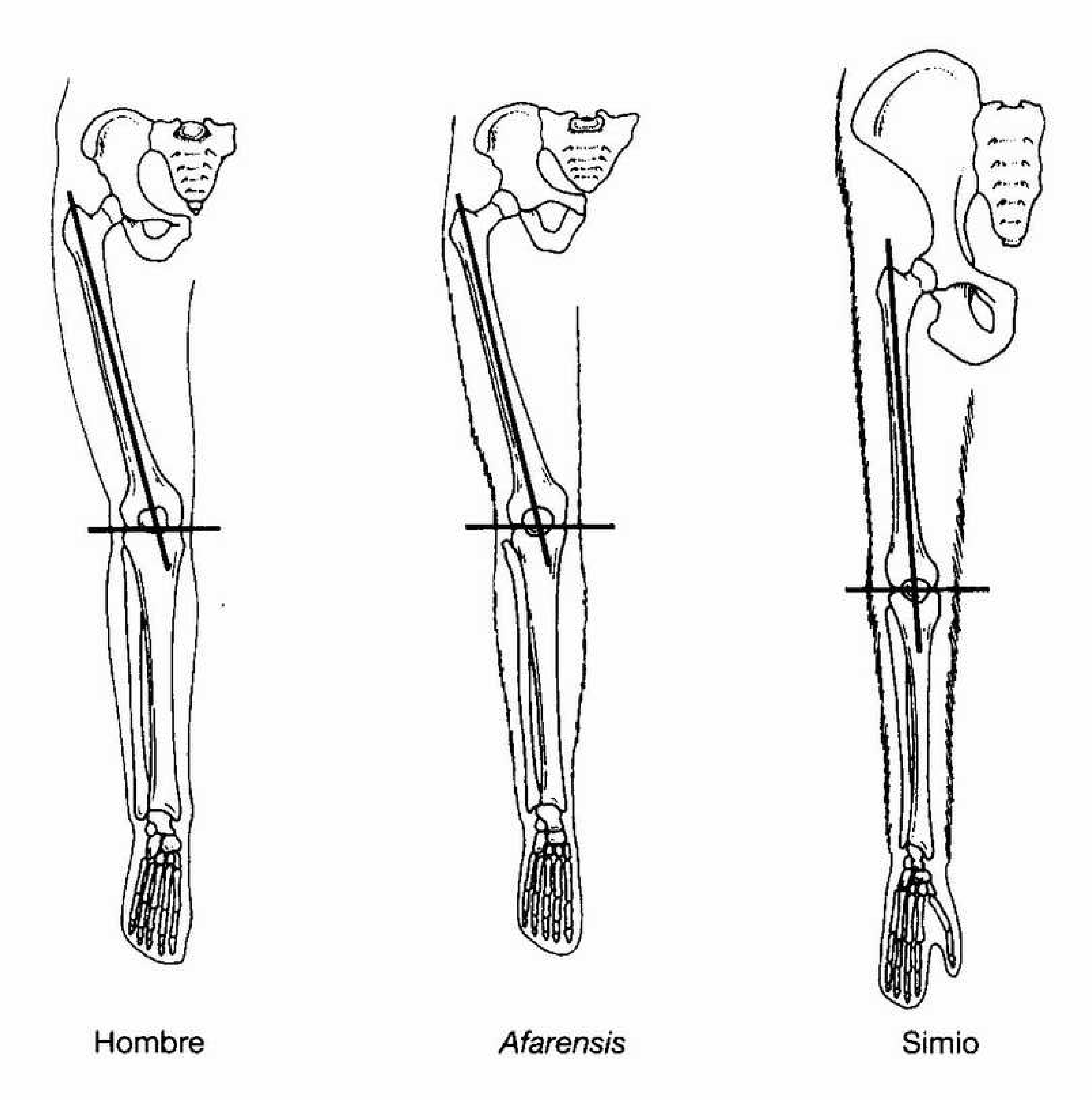
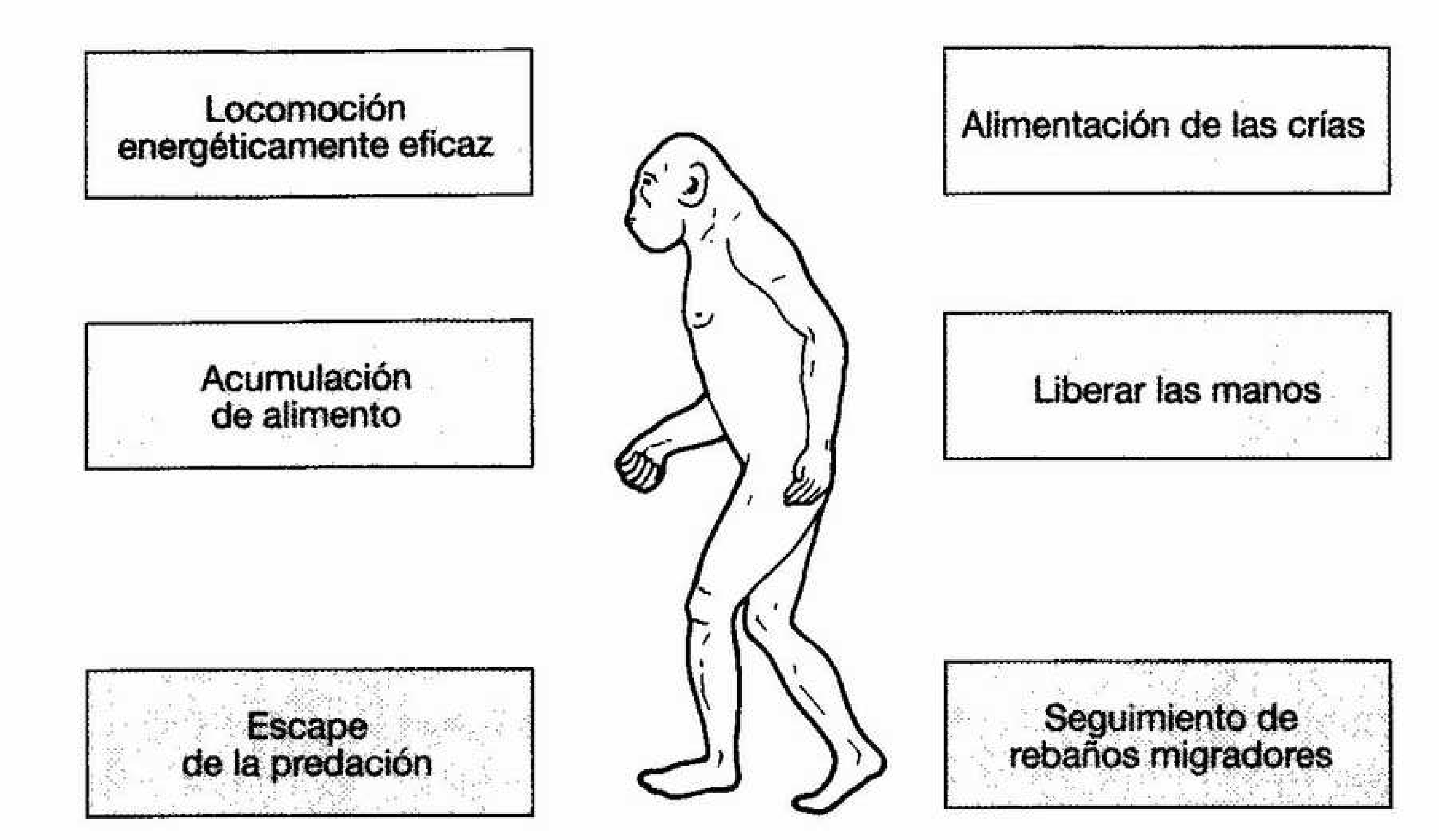
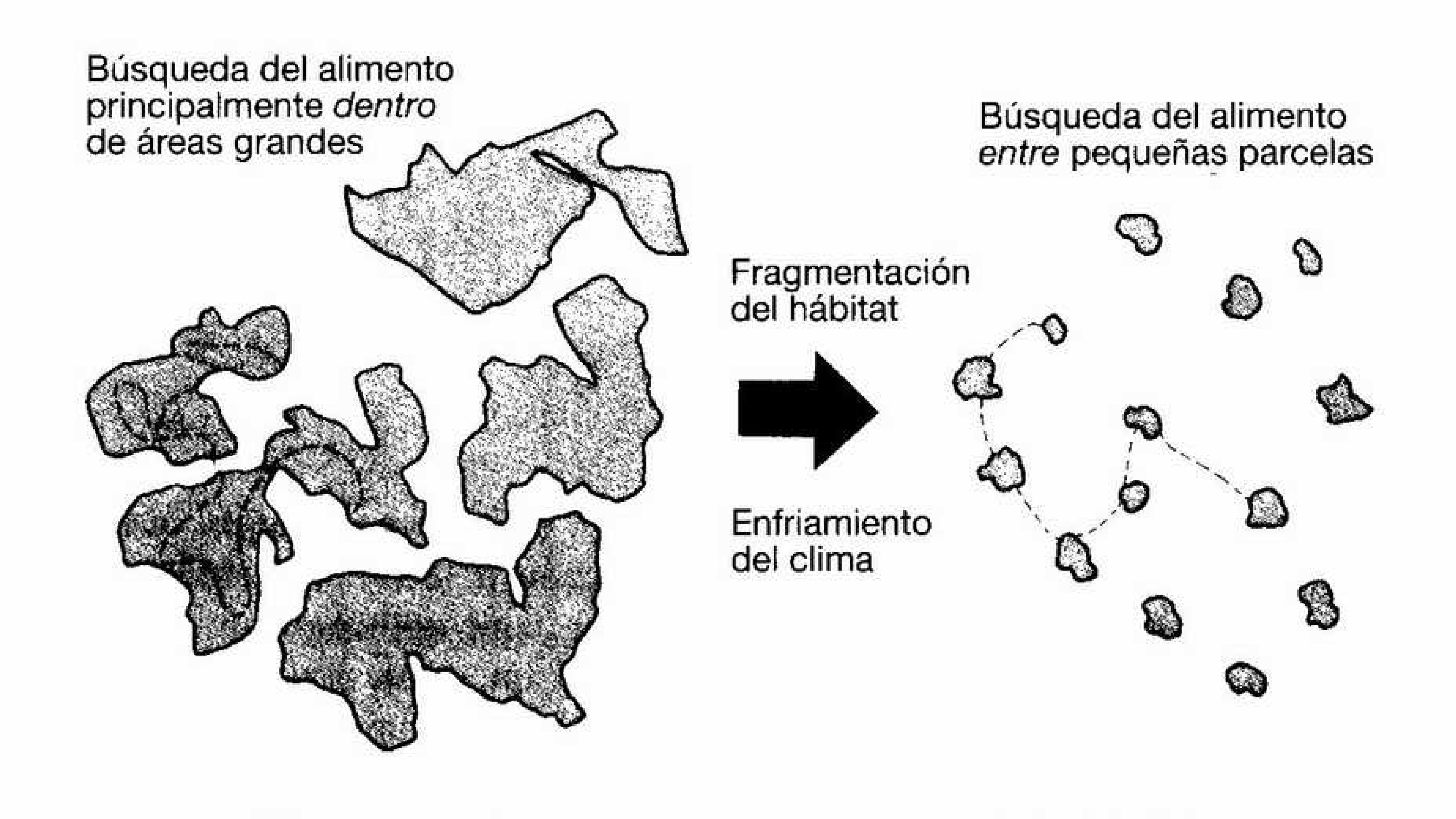


Diagrama que muestra los diferentes ángulos valgus en los humanos, los simios y en *Australopithecus afarensis*. El ángulo que forma el fémur con respecto a la rodilla, el ángulo valgus, es decisivo para la locomoción bípeda. Con el fémur inclinado como en los humanos, el pie puede situarse por debajo del centro de gravedad mientras se avanza. El fémur de los simios no está inclinado de esa forma, de modo que éstos «anadean» durante la locomoción bípeda. El ángulo valgus del *Australopithecus afarensis* es como el del hombre, lo que demuestra su compromiso con el bipedismo. Obsérvese también la forma humana de la pelvis del *afarensis*. (Por cortesía de Luba Gudz.)

mos años es la de Peter Rodman y Henry McHenry de la Universidad de California, en Davis. Muy simplemente, dicha hipótesis supone que el bipedismo pudo haber evolucionado no como parte de un cambio en la *naturaleza* de la dieta o de la estructura social, sino simplemente como resultado de un cambio en la *distribución* de los recursos dietéticos. Concretamente, en los hábitats más abiertos de finales del mioceno los recursos alimentarios



Causas hipotéticas del bipedismo. Quizá la característica más definitoria de los homínidos, el bipedismo ha sido inevitablemente centro de especulaciones acerca de su causa evolutiva. En la ilustración se presentan algunas de las principales ideas al respecto.



de los hominoides presentaban una distribución más rala en algunas áreas, de manera que su continua explotación exigiría un modo de locomoción energéticamente más eficaz, de donde la evolución del bipedismo. En este caso la evolución del bipedismo implica una mejora de la eficacia locomotora asociada al forrajeo, y nada más.

La propuesta se basa en unos pocos sencillos puntos. En primer lugar aunque el bipedismo humano es menos eficaz energéticamente hablando que el cuadrupedismo convencional a altas velocidades (a la carrera), es tan eficiente —o más— a la velocidad de andar. En segundo lugar, los chimpancés son alrededor de un 50 % menos eficaces energéticamente que los cuadrúpedos convencionales cuando andan sobre el suelo y ello tanto cuando marchan sobre los nudillos como cuando andan de forma bípeda. Por tanto, señalan Rodman y McHenry, «ningún rubicón energético separa la adaptación cuadrúpeda de los hominoides del bipedismo de los homínidos».

Para que el bipedismo pudiera desarrollarse entre los hominoides todo lo que se necesitaba era la presencia de una ventaja selectiva que favoreciera una mayor eficiencia energética de la locomoción. Una fuente alimentaria más dispersa proporciona una tal presión de selección. En otras palabras, el bipedismo fue «una forma simiesca de vivir donde un simio no podía vivir», tal como señalan Rodman y Henry. «No es necesario postular razones especiales, como las herramientas o el transporte para explicar la emergencia del bipedismo, aunque los brazos libres de la función locomotora aportaron con certeza ventajas adicionales al bipedismo humano.»

◀ **Cambio de hábitat**. Durante el período de enfriamiento y sequía que tuvo lugar en el Mioceno tardío la selva continua o casi continua que cubría el África Oriental se fragmentó. Cada vez más, la actividad de búsqueda de alimento se extendió, más allá de una única área, de una parcela a otra. Este modelo de subsistencia pudo por consiguiente demandar un desplazamiento diario significativamente mayor, ejerciendo una presión de selección para una locomoción más eficaz. El bipedismo pudo haberse desarrollado en tales condiciones.

XVI. MANDÍBULAS Y DIENTES

Las mandíbulas —en particular la mandíbula inferior— y los dientes son con mucha diferencia los elementos más comúnmente recuperados del registro fósil. La razón es que, en comparación con buena parte del resto del esqueleto, las mandíbulas y los dientes son muy densos (y los dientes muy duros), lo que aumenta la probabilidad de que puedan persistir lo suficiente para fosilizar.

Debido a que las mandíbulas son de ordinario la principal máquina animal de procesamiento del alimento, la naturaleza de la dentición de una especie puede proporcionar claves importantes acerca de su modo de subsistencia y de su conducta. Con todo, sin embargo, el aparato dentario es evolutivamente más bien conservador, y los cambios drásticos son raros. Por ejemplo, la dentición humana y la de los simios conserva más o menos el diseño hominoide básico de 20 millones de años atrás. Además, especies distintas bajo presiones de selección similares, en términos de hábitos alimentarios, pueden desarrollar características dentarias superficialmente similares, como veremos, por ejemplo, en materia de grosor del esmalte dentario. Por consiguiente, conjuntos similares de mandíbulas y dientes pueden pertenecer a especies con repertorios biológicos muy distintos.

En este capítulo estudiaremos cuatro facetas de la dentición de los hominoides: en primer lugar, la estructura global de mandíbulas y dientes; en segundo lugar, el modo de emergencia; en tercer lugar, las características del esmalte dentario y, por último, las indicaciones acerca de la dieta que pueden encontrarse en los modelos de microdesgaste de la superficie de los dientes.

Quizá la tendencia más obvia que puede encontrarse en la estructura de la mandíbula (y de la cara) de los primates a lo largo de

su evolución es el acortamiento anteroposterior y el profundizamiento en dimensión vertical que lleva desde el hocico puntiagudo del társido a la cara aplanada de *Homo sapiens*. Desde un punto de vista estructural este cambio implica un progresivo desplazamiento de las mandíbulas por debajo de la caja cerebral, dando lugar a una reducción sostenida del ángulo del hueso de la mandíbula inferior hasta alcanzar la virtual forma en «L» de los humanos. Funcionalmente el cambio implica una deriva desde una «trampa para insectos» en los prosimios hasta una «máquina de moler» en los hominoides. La eficacia del molido aumenta a medida que disminuye la distancia entre el pivote de la mandíbula y la hilera de dientes, siendo los homínidos los más próximos al extremo.

Los antropoides del Viejo Mundo tienen un total de 32 dientes, dispuestos (en una media mandíbula) así: dos incisivos, un canino, dos premolares y tres molares (los monos del Nuevo Mundo tienen un premolar extra, lo que da un total de 36 dientes). Globalmente, la mandíbula de los simios modernos tiene más bien una forma rectangular, mientras que en los humanos forma más bien un arco; sin embargo, una de las diferencias más significativas es que en los simios los caninos son cónicos, afilados y muy grandes, y se proyectan por encima de la hilera de dientes; siendo los

Cara más corta
Mandíbula más robusta
Dientes anteriores más pequeños
Muelas mayores

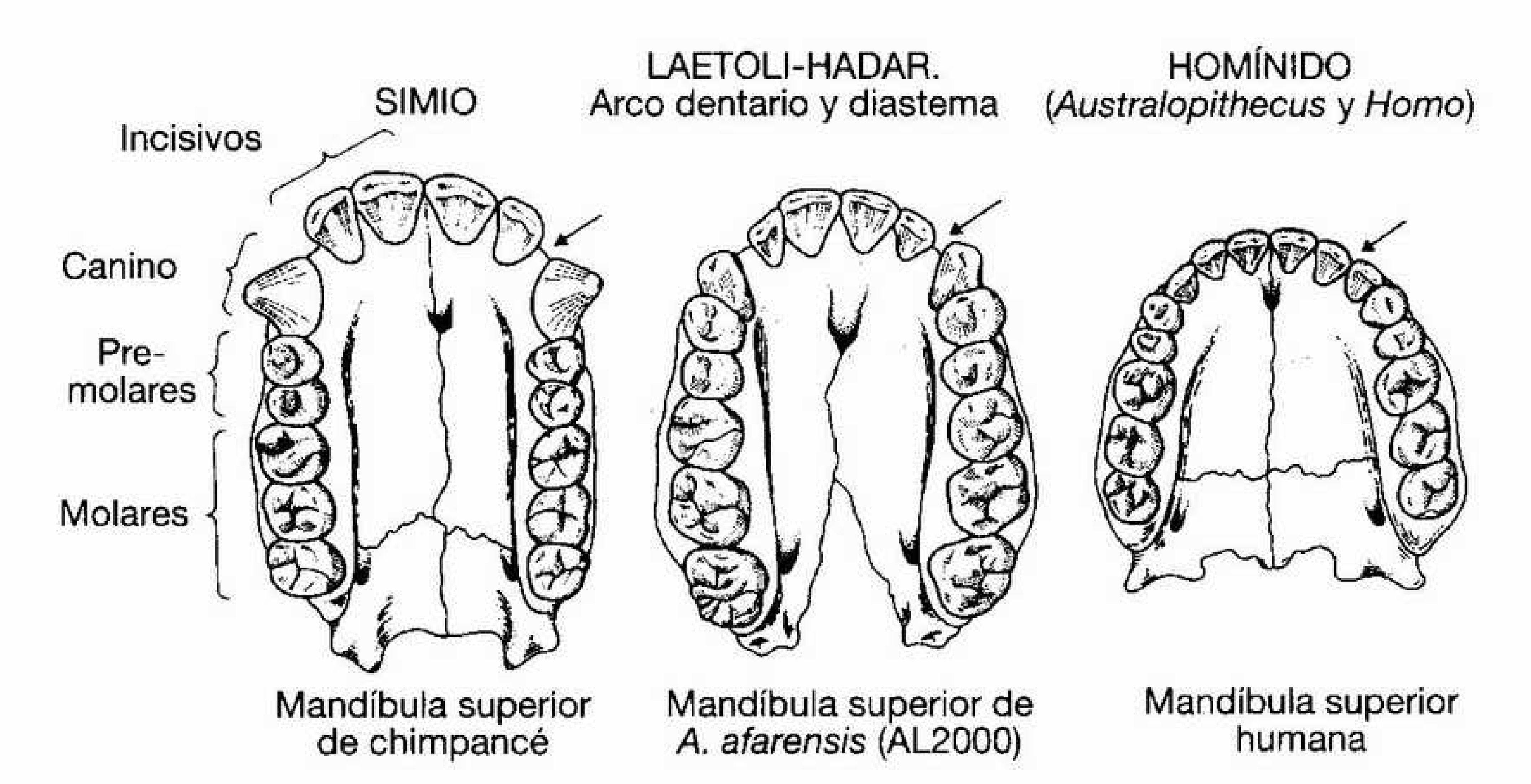
Mayor tamaño cerebral
Cara más corta
Robustez de la mandíbula reducida
Dientes anteriores más grandes
Muelas más pequeñas

Simio — ***Australopithecus*** — ***Homo***

Tendencias evolutivas de la dentición. La transición desde el simio al *Australopithecus* y desde *Australopithecus* hasta *Homo* implica diversos cambios; algunos fueron continuos, otros no. Por ejemplo, la cara se fue haciendo más y más corta durante la evolución, mientras que la robustez de la mandíbula aumentó primero, para decrecer después. La combinación de incremento del tamaño de los molares y reducción del tamaño de los dientes anteriores que tuvo lugar entre el simio y el *Australopithecus* también cambió de signo con la llegada de *Homo*.

caninos de los machos sustancialmente mayores que los de las hembras, un aspecto del dimorfismo sexual que tiene significativas consecuencias conductuales (véase el capítulo XII).

Cuando un simio cierra sus mandíbulas los grandes caninos se acomodan en huecos (diastemas) de la hilera de dientes: entre el incisivo y el canino en la mandíbula superior y entre el canino y el primer premolar en la mandíbula inferior. A consecuencia del gran tamaño de los caninos, la mandíbula queda efectivamente «bloqueada» cuando se cierra, quedando imposibilitado el movimiento lateral. Por el contrario, los caninos humanos —tanto en los machos como en las hembras— son pequeños y apenas se proyectan por encima del nivel de la hilera de dientes. Como con-



Comparación de la dentición en la mandíbula superior de un simio antropomorfo, un ser humano y un *Australopithecus afarensis*. La dentadura de *A. afarensis* es una mezcla de características de homínido y de simio. los incisivos son relativamente grandes, como los de los simios, y en el 45 % de los ejemplares existe un vacío, un diastema, entre los caninos y los incisivos. Semejante abertura es infrecuente en homínidos posteriores. Los caninos no son ni tan grandes como en los simios ni tan pequeños como en algunos homínidos posteriores. Los premolares son más primitivos que en los homínidos que le siguen pero los molares son hominidiformes, por ser grandes y mostrar, por lo general, un considerable desgaste de las puntas, lo que hace que la muela sea bastante plana. En este ejemplar los dientes de la mejilla están en línea recta, como los de un simio, excepto en el caso del último molar —un poco desplazado hacia adentro— lo que da forma curva a la fila. Los dientes de los homínidos de taxones posteriores están, por lo general, dispuestos en arco. (Por cortesía de Luba Gudz.)

secuencia no hay diastemas en las hileras de dientes y el movimiento lateral de «molido» es posible, lo que contribuye a incrementar aún más la eficiencia del proceso de trituración.

En los primeros homínidos conocidos —*Australopithecus afarensis* de hace unos 3,5 millones de años (véase el capítulo XVII)— los caninos son todavía relativamente grandes y simiescos con un significativo grado de dimorfismo sexual. Un millón de años después, sin embargo, los caninos de diversas especies de homínidos eran más pequeños y romos y más parecidos a incisivos (véase el capítulo XVIII).

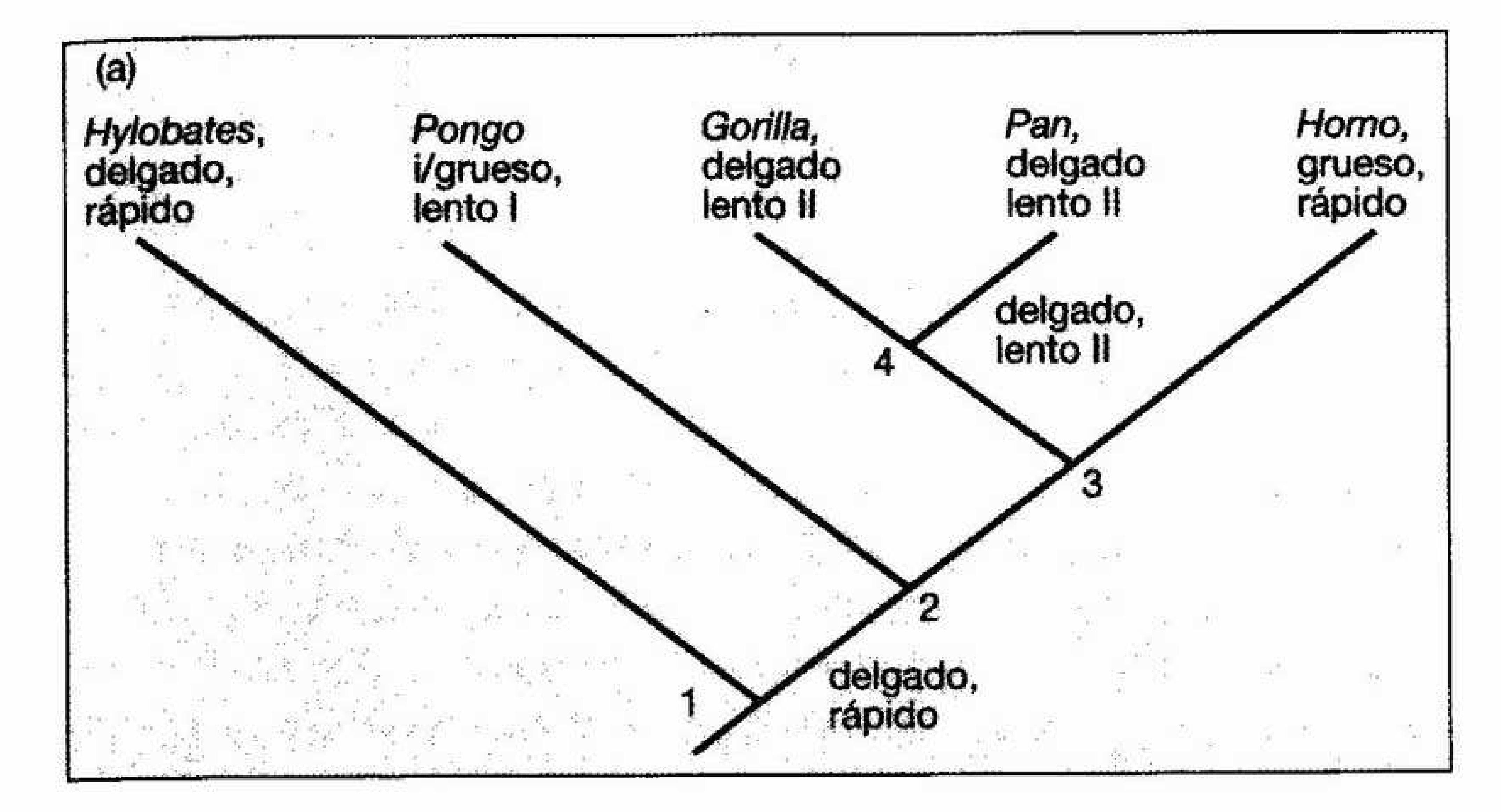
Los incisivos superiores de los simios son grandes y espatulariformes, lo que constituye una adaptación al régimen de vida frugívoro. En cambio, los incisivos superiores humanos son más pequeños y más verticales y forman, junto con los chatos caninos, una fila cortante con los dientes inferiores.

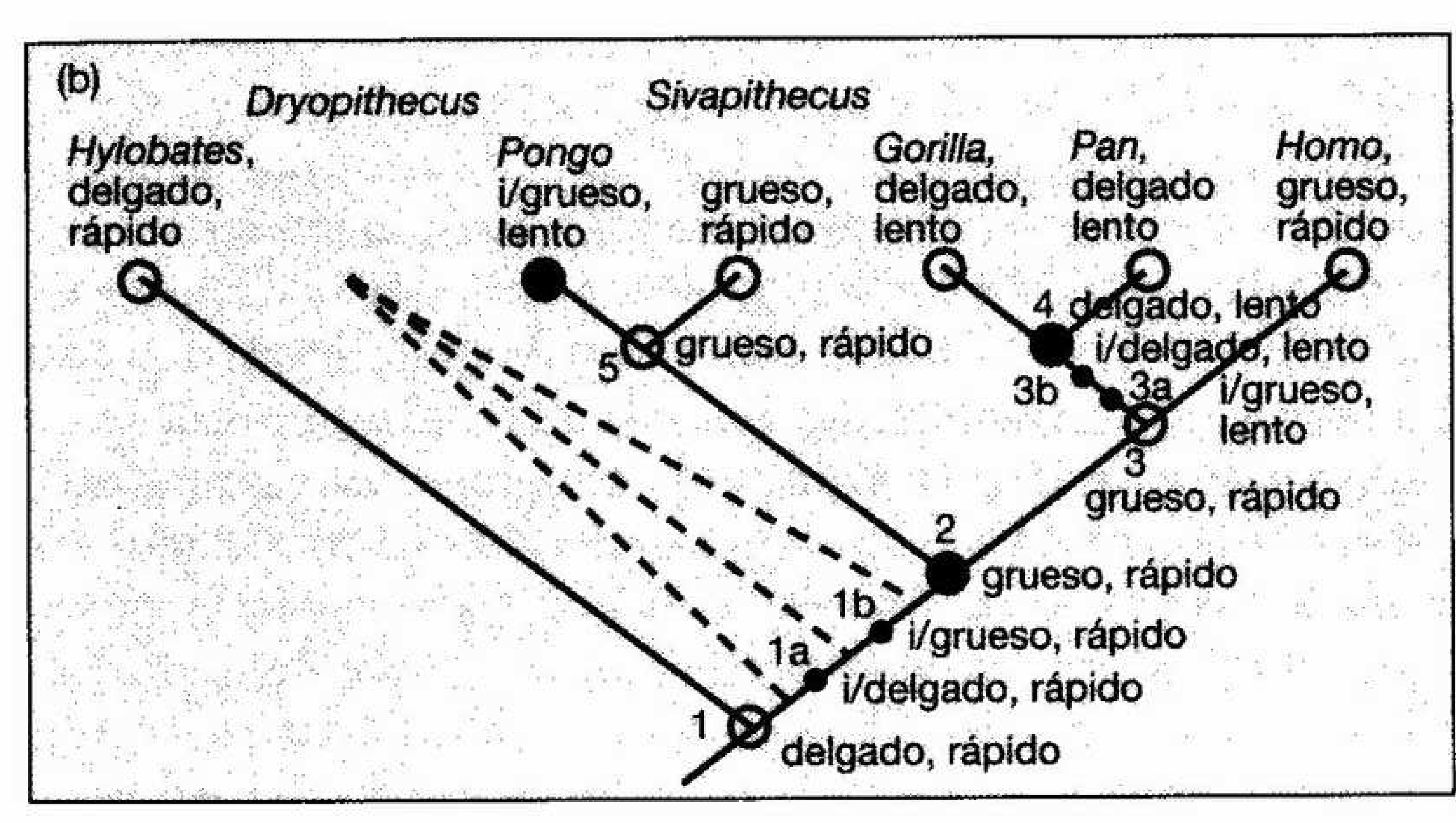
El primer premolar, provisto de una única cúspide, de los simios es muy característico, en particular el premolar inferior opuesto al gran canino superior. Los molares de los simios son mayores que los premolares y presentan grandes cúspides cónicas. En los humanos los dos premolares tienen la misma forma y se hallan algo «molarizados», mientras que los auténticos molares son grandes y relativamente chatos con cúspides bajas y redondeadas, características que están extremadamente exageradas en algunos homínidos primitivos (véase el capítulo XVIII).

En su conjunto, la dotación dentaria homínida puede verse como una extensión de la tendencia adaptativa hacia una mayor eficacia de molido.

El modelo de emergencia de los dientes definitivos en los simios modernos y en los humanos es diferente, así como su ritmo global. Los antropólogos acaban de debatir recientemente este aspecto de la dentición hominoide, preguntándose específicamente cómo se producía la erupción dentaria en los primeros homínidos, ¿de un modo más parecido a los humanos o más simiesco? Aunque el tema permanece todavía sin estar completamente elucidado existen algunas indicaciones de que hasta un momento más bien tardío de la historia de los homínidos, el desarrollo dentario fue, en numerosos aspectos, más bien simiesco, en particular en su ritmo global.

El modelo de erupción dentaria del simio es: M1 I1 I2 M2 P3





Modelos de formación del esmalte dentario. Antiguamente se consideraba que existían únicamente solo dos modelos para el esmalte dentario: delgado, como en los simios y grueso, como en los homínidos. Pero la situación es más complicada; por ejemplo, una capa delgada de esmalte puede formarse rápidamente (*Hylobates* en a)) o lentamente (*Gorilla* y *Pan* en a)). De la misma manera un esmalte grueso puede formarse rápidamente (como en *Homo*) o lentamente (como en *Pongo)*. Al analizar los detalles de los distintos procesos de formación del esmalte y las posibles transiciones evolutivas entre ellos es posible trazar un árbol evolutivo que muestre las formas intermedias y los puntos donde deben colocarse las especies fósiles (b). Los círculos negros sobre los nodos indican condiciones derivadas con respecto a nodos ancestrales previos; En cambio los círculos huecos señalan nodos en las que las condiciones ancestrales han sido mantenidas primitivamente. (Por cortesía de Lawrence Martin/*Nature*.)

P4 C y M3, mientras que en el hombre es M1 I1 I2 P3 C P4 M2 y M3. La principal diferencia es, por tanto, que en los simios el canino sale después que el segundo molar mientras que en los humanos le precede. Algo que se halla asociado al prolongado período infantil de los humanos es la elongación del tiempo de erupción de los dientes. Así mientras que en los simios los molares aparecen aproximadamente a los 3,3, 6,6 y 10,5 años, en el hombre esas edades son, respectivamente, de 6, 12 y 18 años.

Así, si nos encontramos frente a una mandíbula humana en la que el primer molar acaba de salir podremos decir que el individuo tenía unos 6 años, mientras que si la mandíbula en la que acaba de aparecer el primer molar es de un simio, ello significará que el individuo tenía poco más de 3 años. La cuestión es: si tenemos una mandíbula de homínido primitivo de tales características, ¿qué edad tiene, 3 o 6 años? Como puede suponerse el primer australopitecino descubierto —el niño de Taung, *Australopithecus africanus* —se encontraba justo en este estadio de desarrollo.

El antropólogo Holly Smith, de la Universidad de Michigan, ha analizado recientemente los modelos de erupción dentaria en una serie de homínidos fósiles concluyendo que la mayoría de las especies primitivas eran claramente simiescas. En cambio para *Homo erectus* que vivió entre hace 1.500.000 y 400.000 años los resultados son algo equívocos aunque con fuertes matices simiescos. El modelo humano resulta aparente en un Neanderthal infantil que murió hace unos 60.000 años.

Las conclusiones de Smith han sido cuestionadas por el antropólogo de Pensilvania, Alan Mann, quien una década antes había propuesto que todos los homínidos seguían el modelo humano de desarrollo. Sin embargo, la posición de Smith recibió un apoyo posterior, en 1987, cuando Glenn Conroy y Michael Vannier de la Washington University School of Medicine publicaron los resultados de su análisis por tomografía computerizada (TC) del cráneo del niño de Taung. Conroy y Vannier fueron capaces de «ver» los dientes no emergidos dentro del hueso de la mandíbula y concluyeron que habrían emergido según un modelo simiesco.

El debate ha sido llevado más allá por dos investigadores del University College de Londres, que dicen ser capaces de determinar la edad exacta de un diente contando el número de líneas —estrías de Retzius— del esmalte. Aunque ello no es universalmente aceptado, estos dos investigadores, Timothy Bromage y Christopher Dean, creen que tales líneas representan incrementos periódicos, lo que las convertiría en unos equivalentes antropológicos de los anillos de crecimiento, que permiten medir incrementos anuales.

Bromage y Dean han aplicado esta técnica a series de fósiles de australopitecinos y *Homo* primitivos obteniendo edades de entre la mitad y dos terceras partes de las que se infieren al aplicar estándares humanos de desarrollo dentario.

Si Smith, Bromage y Dean están en lo cierto, parece que hasta épocas relativamente recientes de su historia evolutiva, los homínidos han seguido un modelo de desarrollo dentario claramente parecido al de los simios. Esto es importante por las implicaciones que tiene sobre el período de cuidado infantil. Al prolongarse el período de cuidado infantil, algo necesario cuando el crecimiento cerebral postnatal es significativo (véase el capítulo XXVIII), la vida social se intensifica mucho. Las evidencias dentarias indican que dicha prolongación pudo haber empezado con *Homo erectus*, lo que está de acuerdo con la fecha del incremento del tamaño cerebral.

El grosor relativo del esmalte dentario ha desempeñado un importante papel en la antropología aunque recientemente se ha descubierto que tal característica es mucho más compleja de lo que se había pensado en un principio. Los humanos modernos presentan una gruesa capa de esmalte sobre sus dientes, igual que sucede en todos los homínidos fósiles, mientras que los simios africanos tienen esmaltes delgados. En consecuencia se asumió que el esmalte grueso era un carácter «avanzado» (o derivado), lo que fue importante en la argumentación de que *Ramapithecus* fue el 'primer homínido' (véase el capítulo XIV). De manera similar, se asumió que el esmalte delgado era primitivo, considerándose que era una adaptación a la alimentación frugívora, mientras que el esmalte grueso sería una respuesta al procesado de alimentos vegetales más duros.

La dicotomía esmalte grueso/esmalte delgado es sin embargo falsa, tal como ha descubierto el antropólogo de la State University de Nueva York, Lawrence Martin. El grosor de una capa de

esmalte depende de dos factores: la velocidad a la que se deposita y la duración del tiempo de deposición.

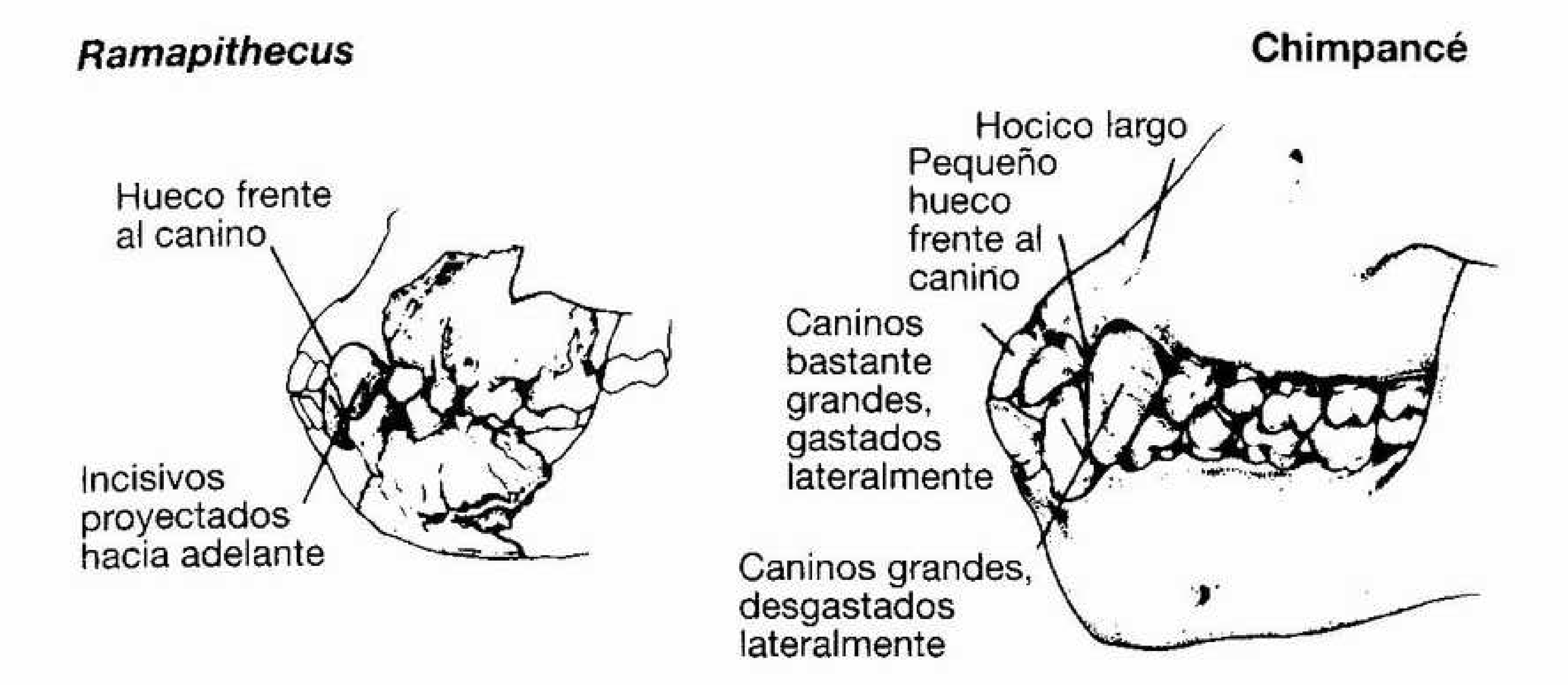
El esmalte puede depositarse de una forma rápida que produce un característico modelo estructural 3 en los prismas de esmalte, tal como sucede en los hominoides primitivos. El modo lento de deposición produce el modelo 1, que es derivado entre los hominoides. En los gibones, por ejemplo, una deposición explosiva y relativamente breve del modelo 3 —rápido— produce una capa de esmalte delgado, mientras que una larga duración del mismo modo de deposición produce en los humanos una gruesa capa de esmalte. Los chimpancés y los gorilas tienen, igual que los gibones, esmalte delgado, aunque su deposición procede en dos fases. El sesenta por ciento de la deposición se realiza en modo rápido que es seguida después de una brusca interrupción por una deposición lenta. Martin denomina este tipo de modelo delgado, de crecimiento retardado, el cual es, tanto desde el punto del vista del desarrollo como del filogenético, distinto del modelo delgado y rápido de los gibones.

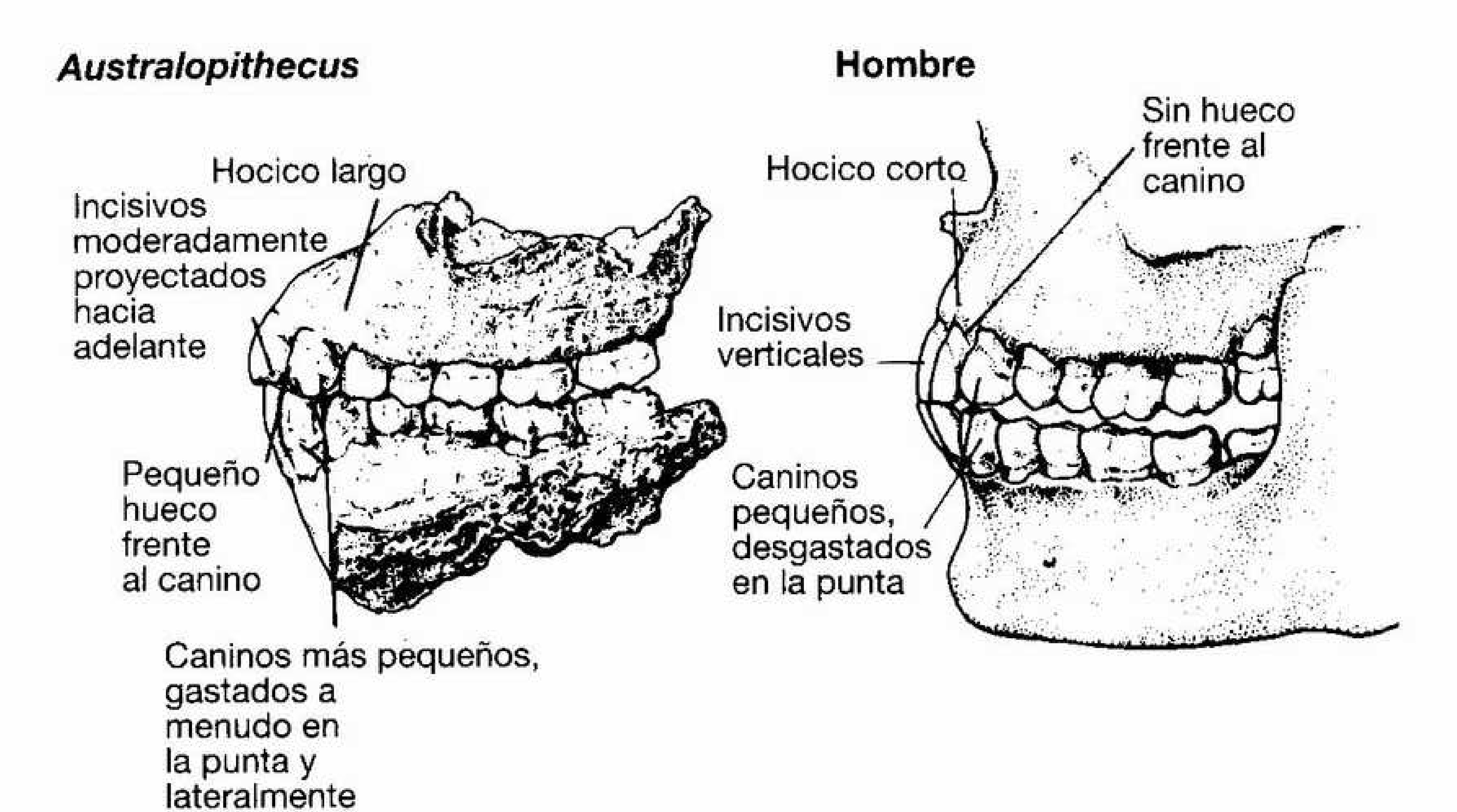
El esmalte de los orangutanes, que presenta un grosor intermedio, también crece en dos fases de deposición, aunque tampoco es homólogo con el de los simios africanos. Después de una fase inicial rápida (80 por ciento del total), la deposición decrece 2,5 micrómetros por día por cerca de 200 micrómetros para volver a menguar de nuevo hasta la inferior tasa de los simios africanos, en los 50 micrómetros finales.

De estos estudios emerge un retrato filogenético en el que el simio fósil *Sivapithecus* tiene un lugar destacado. Esta criatura que vivió en Eurasia entre hace 15 y 8 millones de años e incluye las formas conocidas como *Ramapithecus* ha revelado tener un esmalte grueso, y de formación rápida como los humanos. En base a su anatomía fácil, *Sivapithecus* es considerado próximo al orangután.

Globalmente, pues, el modelo dental primitivo en los hominoides es de esmalte delgado, de formación rápida, una condición representada en la actualidad por los gibones. Una prolongación del tiempo de deposición habría producido el estado derivado de esmalte grueso, de formación rápida, que encontramos en *Sivapithecus* y en los humanos. Un enlentecimiento secundario habría tenido lugar en el orangután, mientras que el cambio hacia un modelo de esmalte delgado más complejo y de deposición enlentecida como el que muestran los simios africanos sería el más derivado de todos. Martin considera que el hecho de que los chimpancés y los gorilas compartan el modelo de esmalte delgado y deposición enlentecida indica que derivan de un antecesor común y que no son ancestralmente independientes tal como parecen indicar determinadas evidencias moleculares (véase el capítulo X).

La superficie del esmalte dentario es el lugar del primer con-





Características dentarias. La ilustración muestra algunas de las principales características en: (a), un ramapitecino; (b), un chimpancé; (c), *Australopithecus afarensis*, y (d) *Homo sapiens*. (De *Our fossils ourselves*, por cortesía del British Museum Natural History.)

tacto de un animal con su alimento y en alguna medida por lo menos este contacto deja una huella. Utilizando un microscopio electrónico de barrido, Alan Walker de la John Hopkins Medical School ha obtenido imágenes de una gama de modelos característicos de estrías dentales características de herbívoros comedores de hierba, ramoneadores, frugívoros, carnívoros que trituran los huesos, etc. En una serie de comparaciones, todos los primeros homínidos se sitúan en la categoría de los frugívoros, junto con los chimpancés y los orangutanes modernos. Este modelo se caracteriza por superficies de esmalte más bien lisas en las que aparecen gravadas algunos hoyos y raspaduras.

Un cambio sustantivo tiene lugar, sin embargo, con *Homo erectus* cuyo esmalte se encuentra fuertemente salpicado de hoyos y rasguños. Este modelo es algo así como un cruce entre una hiena (un carnívoro que tritura huesos) y un cerdo (un omnívoro hozador). Aunque no es posible por el momento interpretar con precisión las implicaciones que tiene para la dieta de *Homo erectus* es significativo que los modelos de desgaste dentario indiquen algo acerca de un cambio abrupto por lo que respecta a las actividades de los homínidos en este punto de la historia. Tal como veremos en el capítulo XXII, *Homo erectus* señala cierto número de «primeras veces» en la historia de los homínidos: expansión significativa del cerebro, reducción del dimorfismo sexual por lo que se refiere al tamaño corporal, uso sistemático de herramientas, migración más allá de África.

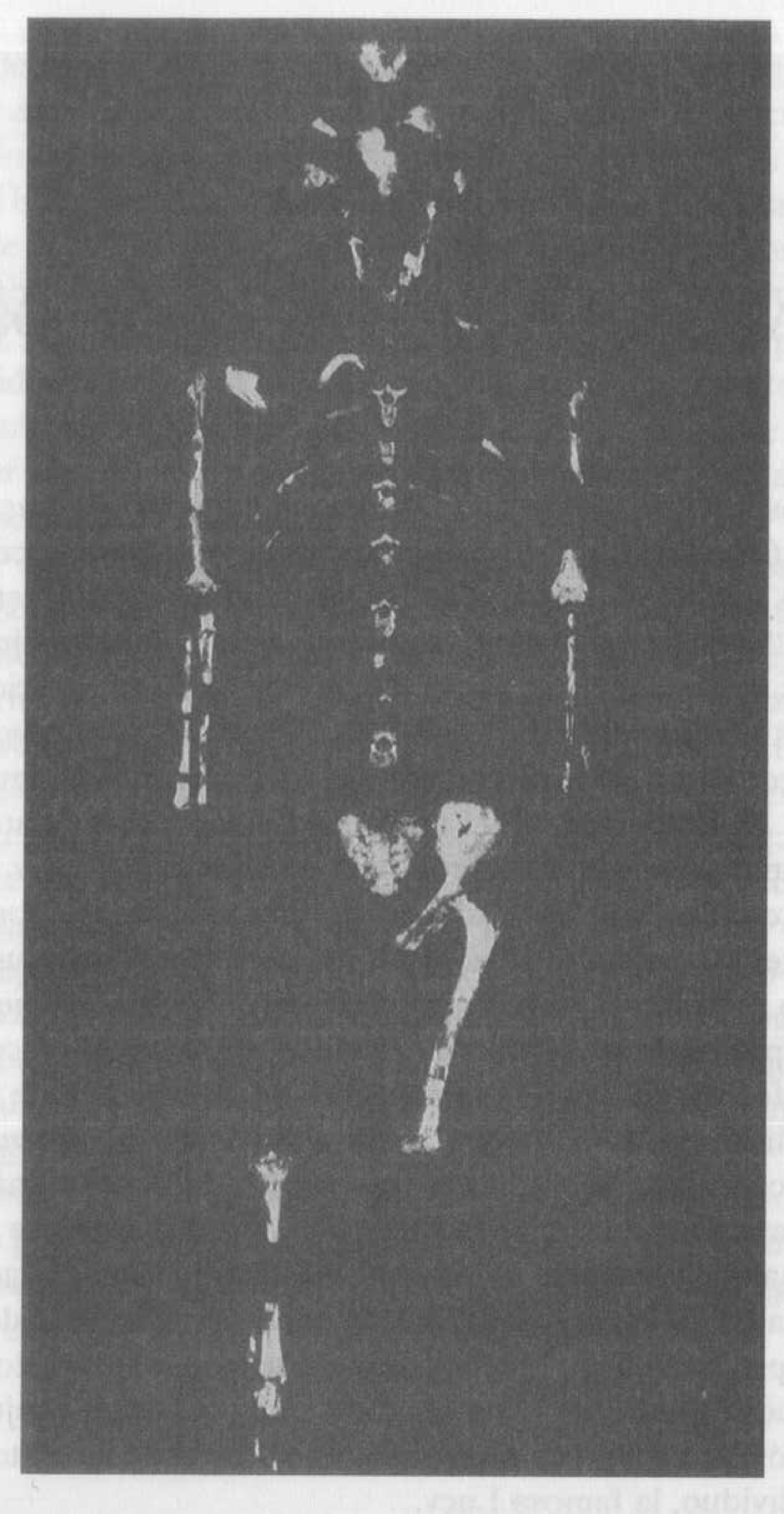
Hemos visto, en resumen, que a pesar de sus limitaciones, los dientes pueden proporcionarnos una información sobre la historia de los homínidos que va más allá de las quijadas de nuestros antecesores.

XVII. LOS PRIMEROS HOMÍNIDOS

La especie de homínido más antigua conocida es *Australopithecus afarensis*, las principales colecciones de la cual proceden de distintos lugares de Etiopía (de Hadar, con una datación entre 2,9 y 3,5 millones de años) y de Tanzania (Laetoli, datados alrededor de unos 3,6 millones de años). Otros restos fragmentarios, más antiguos y claramente similares sino idénticos a *A. afarensis*, han sido encontrados en varios lugares de África. El más antiguo, procedente de Lothagam, en el norte de Kenya, ha sido datado recientemente con más de 5,6 millones de años.

Los especímenes de Hadar y Laetoli fueron recogidos en los años setenta y su interpretación rápidamente supuso un sustancial impacto para la paleoantropología. El yacimiento de Laetoli resultó especialmente significativo debido a que también contiene huellas fósiles, de 3,6 millones de años de antigüedad, de pisadas de tres individuos homínidos, presumiblemente *A. afarensis*. Las huellas confirman lo que se esperaba de los primeros homínidos y resulta aparente a la vista de su esqueleto postcraneal: se trataba de animales esencialmente bípedos, no cuadrúpedos. El yacimiento de Hadar es, sin embargo, el más importante, no sólo debido a que ha proporcionado muchos más especímenes (los restos de 65 individuos frente a los 14 de Laetoli), sino porque un conjunto de restos fósiles constituye alrededor del 40 % del esqueleto de un solo individuo, la famosa Lucy.

Las interpretaciones iniciales de los fósiles de Hadar y de Laetoli fueron algo diversas. Por ejemplo, en su artículo de 1976 acerca de los homínidos de Laetoli, Mary Laekey, Tim White y sus colegas señalaban «una afinidad filogenética con el género *Homo*». Aquel mismo año, Donald Johanson y Maurice Taieb,



El esqueleto de «Lucy». Este esqueleto, completo en un 40 % y que constituye uno de los ejemplares más pequeños de *Australopithecus afarensis*, muestra una combinación de características de simio y humanas. Obviamente adaptado a un considerable grado de bipedismo, Lucy muestra sin embargo proporciones simiescas en sus extremidades (piernas cortas) y un cráneo y una dentición de simio. (Por cortesía del Cleveland Museum of Natural History.)

colíderes de la expedición franco-americana a la región de Hadar, señalaban que podía haber tres especies de homínidos entre los restos recolectados, dos australopitecinos y un *Homo*.

Sin embargo, después de un análisis cooperativo, Johanson y White concluyeron que colectivamente los fósiles de Hadar y Laetoli constituían una sola especie, que denominaron, en 1978, *Australopithecus afarensis*. Se trataba de la primera especie principal de homínido que se describía desde que, en 1964, se anunciara *Homo habilis*, e —igual que había pasado con *H. habilis* la descripción de *A. afarensis* generó una considerable controversia entre los paleoantropólogos.

Johanson y White describieron *A. afarensis* como un ser mucho más primitivo que otros homínidos conocidos, de aspecto fuertemente simiesco por encima del cuello y francamente humano por debajo de él, que presentaba un extremo dimorfismo sexual por lo que al tamaño corporal se refiere (los machos mayores que las hembras) y se consideraba ancestral a todos los homínidos posteriores.

Esta posición fue desafiada por algunas autoridades, las más destacada de las cuales Richard Leakey y Alan Walker así como Yves Coppens y sus colegas parisinos. Tales críticas argumentaban que tanto la extrema variación en el tamaño corporal de los distintos especímenes como las numerosas diferencias en detalles de la anatomía implicaban la existencia, en los ejemplares de la colección, de por lo menos dos, o quizá más, especies distintas. En la actualidad la mayoría de los estudiosos aceptan la interpretación de la existencia de una única especie —*A. afarensis*— en aquellas colecciones.

Superficialmente *A. afarensis* parece clara y esencialmente un simio por encima del cuello y esencialmente humano por debajo del mismo. Es un buen ejemplo de evolución en mosaico, en la que distintas partes del cuerpo cambian a distintas velocidades y en momentos distintos. De hecho este mosaicismo es aún mayor y más detallado en esta especie debido a que a lo largo del esqueleto postcraneal los rasgos anatómicos asociados a la locomoción bípeda se han desarrollado en distintos grados y lugares. Uno de los continuos debates sobre esta especie concierne a la interpretación de varios aspectos primitivos de la anatomía postcraneal. ¿Ello

implica que, al igual que la mayor parte de los hominoides, *A. afarensis* permanecía todavía en los árboles una parte significativa de su tiempo? ¿O, por el contrario, tales aspectos primitivos de la anatomía son simples testimonios genéticos de una primitiva adaptación, sin ningún particular significado conductual en *A. afarensis*? Y, cuando aquellos individuos estaban en el suelo, su bipedismo ¿era significativamente distinto, o esencialmente igual, del de los humanos modernos?

Al examinar la biología de *A. afarensis* con mayor detalle prestaremos atención primero a la anatomía craneal y dentaria para volver luego a las interpretaciones funcionales del esqueleto postcraneal.

En primer lugar, la capacidad craneal de *A. afarensis* oscila entre 380 y 450 cm³, que no es mucho más que los 300 a 400 cm³ del chimpancé. El cráneo es largo, bajo y de forma diferente al de un simio y presenta una pronunciada cresta en la parte posterior (cresta nucal) en donde se insertaban poderosos músculos del cuello que sostenían la cabeza. Como en los simios, la parte superior de la cara de *afarensis* es pequeña mientras que la parte inferior es grande y dirigida hacia adelante. La cara inferior saliente (prognata) constituye una razón de la necesidad de la existencia de músculos del cuello potentes para poder mantener la cabeza en equilibrio sobre la columna vertebral; se trata, en términos físicos, de una cuestión de momentos. Numerosos detalles de la cara inferior del cráneo (basicráneo) de *A. afarensis* le otorgan un estatus homínido, entre los cuales la posición central del foramen magnum, a través del cual pasa la médula espinal, aunque el estatus homínido de *A. afarensis* es más evidente en las mandíbulas y dientes.

La comparación de la dentición de un simio moderno con la de los hombres modernos revela algunas significativas diferencias (capítulo XVI). En la mayoría de los aspectos *A. afarensis* es algo intermedio entre ambos modelos. Aunque reducidos, los caninos siguen siendo grandes para un homínido y existe un significativo dimorfismo sexual; el diastema es necesario para poder acomodar cada canino en la mandíbula opuesta. En muchos individuos el primer premolar es claramente simiesco por el hecho de tener una sola cúspide aunque en algunos casos puede intuirse el desarrollo de una segunda cúspide. Aunque los

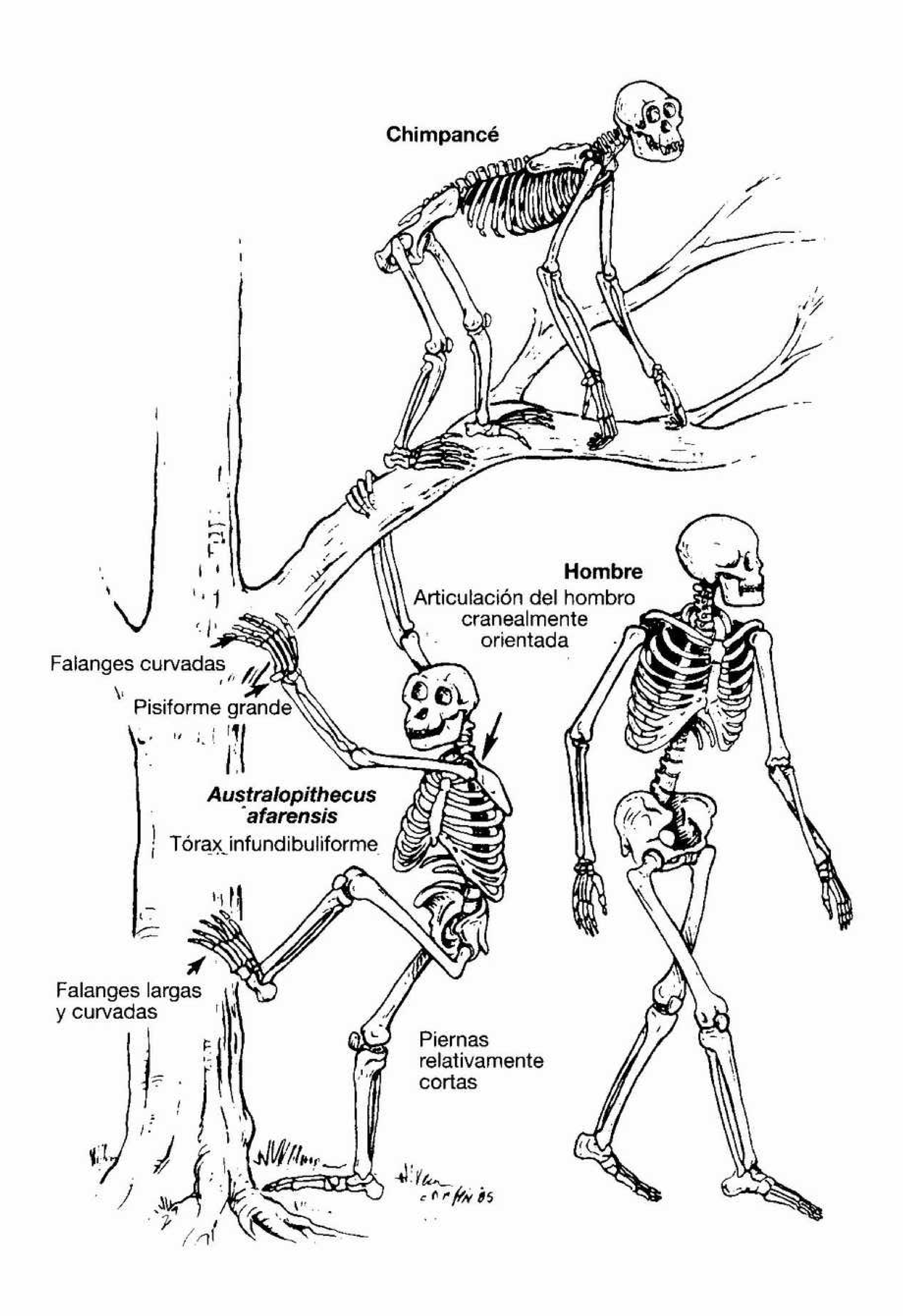


Reconstrucción del cráneo de *A. afarensis*. Los rasgos simiescos de *Australopithecus afarensis* son particularmente evidentes en el cráneo. La mayor robustez de sus mandíbulas, el ligero incremento de tamaño de las muelas y la reducción de los caninos son los principales elementos de su estatus homínido. (Por cortesía del Cleveland Museum of Natural History.)

molares son característicamente humanos, en su globalidad no son las piedras de moler que encontramos posteriormente en el linaje humano.

Claramente, en *A. afarensis* ha tenido lugar un cambio adaptativo, que resulta drástico en comparación con los simios modernos. Sin embargo, la comparación más pertinente es con algunos de los simios del mioceno (capítulo XIV) a partir de los cuales el clado de los homínidos habría derivado. Desde este punto de vista, *A. afarensis* resulta simiesco, anatómica y dietéticamente. Sin embargo, pudo haberse diferenciado conductualmente, debido a que *A. afarensis* tenía la capacidad de desplazarse habitualmente sobre dos piernas. Para estudiar esta innovadora adaptación nos desplazaremos al esqueleto postcraneal.

Tal como hemos visto en el capítulo XIV, la adaptación bípeda se deja sentir en numerosos aspectos del esqueleto postcraneal. La cuestión aquí es, ¿en qué medida era bípedo *A. afarensis*? Análisis funcionales de varias partes del esqueleto postcraneal han



Comparación de esqueletos. El esquema ilustra las adaptaciones esqueléticas a la vida arborícola en *Australopithecus afarensis*. (Por cortesía de John Feagle/Academic Press.)

sido llevados a cabo por un gran número de investigadores, en los Estados Unidos, Inglaterra y Francia.

Owen Lovejoy, de la Kent State University, en colaboración con Johanson y sus colegas concentraron sus esfuerzos en la pelvis y las extremidades posteriores. No hay duda de que la pelvis, rechoncha y ancha, se parece más a la de un homínido que a la de un simio, aunque existen diferencias significativas como el ángulo hilíaco (de los huesos de la cadera). Estas diferencias no eran, sin embargo, funcionalmente significativas cara a conseguir el equilibrio necesario para la locomoción bípeda, concluía Lovejoy. Y, en combinación con la arquitectura del cuello del fémur y el pronunciado ángulo valgus de la rodilla habría podido permitir un paso completamente equivalente al de los hombres modernos en su características globales sino en cada uno de los detalles. Se decía, en otras palabras que *A. afarensis* había sido un bípedo terrestre con todas las de la ley, de modo que su anatomía simiesca se consideraba una herencia genética sin significado funcional.

Sin embargo, otros investigadores empezaron a encontrar indicaciones de actividad arborícola en la anatomía de *A. afarensis*. Las investigadoras francesas Christine Tardieu y Brigitte Senut llevaron a cabo el estudio de, respectivamente, las extremidades inferiores y superiores, de donde infirieron un cierto grado de movilidad que podría encajar con una actividad arborícola. Russell Tuttle, de la Universidad de Chicago, ha señalado que los huesos de manos y pies son curvos, como en los simios, lo que podría tomarse como una indicación de una actividad de trepar. William Jungers, de la State University de Nueva York (SUNY), en Stony Brooks, ha señalado que aunque los brazos de *A. afarensis* son los de un homínido por su longitud, las piernas siguen siendo cortas, como en los simios, lo que favorece la adaptación a trepar. Henry McHenry, de la Universidad de California, en Davis, ha examinado algunos huesos de la muñeca de *A. afarensis* y ha concluido que la articulación pudo haber tenido mucha más movilidad que en los hombres modernos, algo también consistente con una actividad arborícola.

Como resultado de un estudio más amplio, Jungers, Jack Stern y Randall Susman, también de la SUNY, han argumentado que el conjunto de las adaptaciones anatómicas postcraneales indican

que aunque *A. afarensis* era bípedo cuando se encontraba en el suelo, dedicaba un tiempo significativo a trepar a los árboles, para dormir, escapar a los predadores y en búsqueda de alimento. Además, concluyen, que cuando el animal se encontraba en el suelo era incapaz de adoptar un paso completamente normal, tal como mantenía Lovejoy, adoptando en su lugar una postura de inclinación de la cadera y de la rodilla. Una postura que habría tenido para *A. afarensis* importantes implicaciones biomecánicas y energéticas.

Las diferencias de opinión en el debate acerca del modo de locomoción de *A. afarensis* derivan en parte de la ausencia de acuerdo de la naturaleza exacta de la anatomía en determinados aspectos así como de diferencias en la interpretación funcional de otros aspectos de la anatomía. Los puntos de vista opuestos fueron aireados, a partes iguales, en un simposio científico organizado por el Institute of Human Origins, celebrado en Berkeley en 1983. Desde aquella fecha la mayoría de las publicaciones han apoyado una actividad arborícola parcial y la locomoción bípeda con una postura de inclinación de cadera y rodilla.

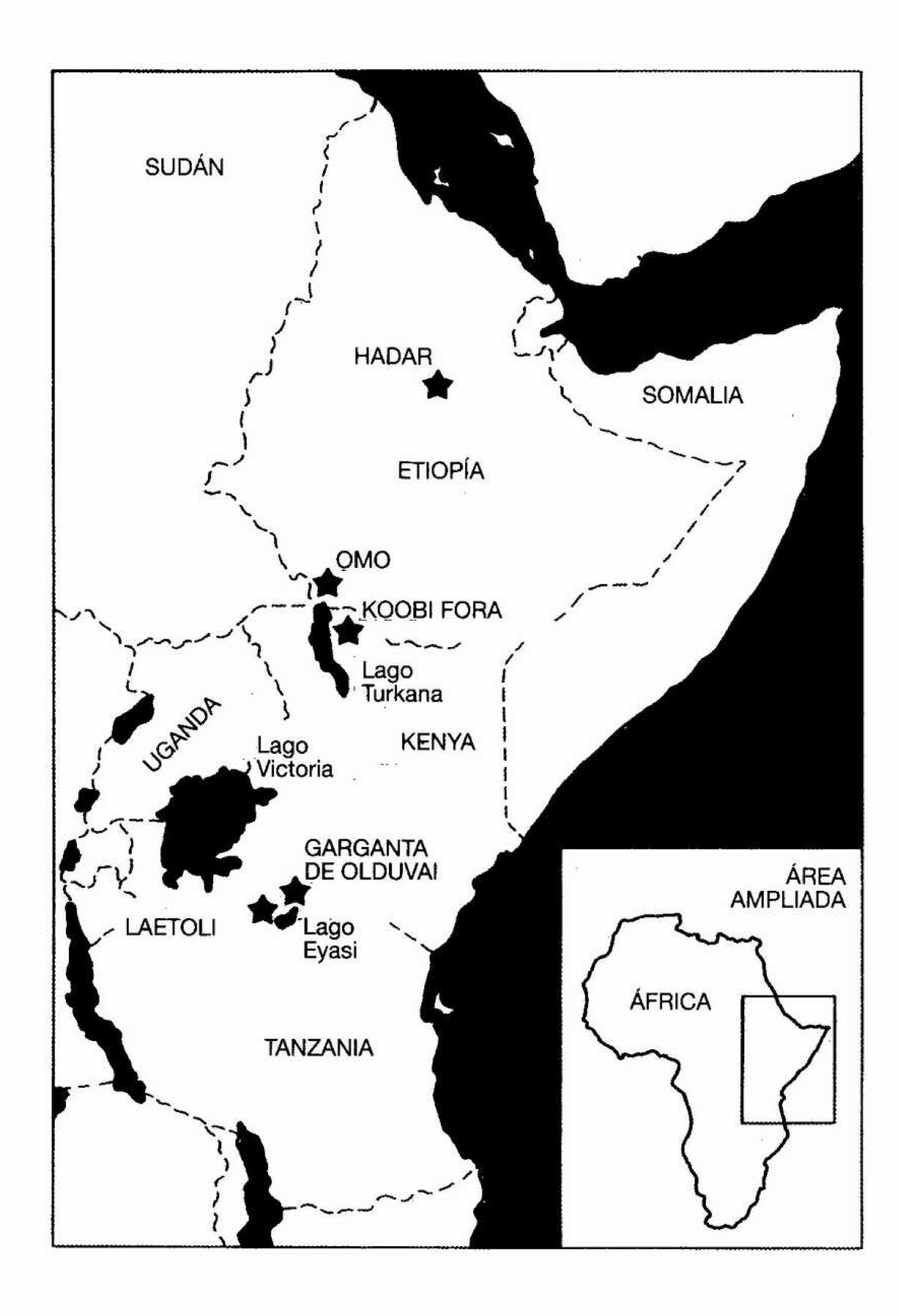
Los principales rasgos anatómicos citados en apoyo de una adaptación arborícola parcial son numerosos, entre ellos: huesos de manos y pies curvados; gran movilidad de muñecas y tobillos; una articulación escapular (fosa glenoidea) más orientada hacia la cabeza que en el hombre, y extremidades posteriores cortas. Quienes se oponen a la adaptación arborícola discuten la movilidad del tobillo de *A. afarensis* y citan la pérdida de la oponibilidad del dedo mayor del pie, que se ha alineado con los demás en una clara adaptación al bipedismo (véase, sin embargo, más adelante).

Rasgos anatómicos que pueden implicar un bipedismo menor que el de los humanos se encuentran en varias partes del cuerpo. Por ejemplo, aunque los brazos han asumido proporciones homínidas, lo que mejora la distribución de pesos y el equilibrio necesario para el bipedismo, las piernas son cortas, como en los simios. Piernas cortas significa pasos cortos. Y no sólo esto sino que, debido a que el pie es largo en relación con la pierna, pudo exigir un aumento de la flexión de la rodilla durante el paso (como cuando intentamos caminar con unos zapatos más grandes de la cuenta).

Los investigadores de la SUNY interpretan que el ángulo ilía-



Comparación de cráneos. Estos perfiles craneales de hombre, chimpancé y *afarensis* muestran cuan simiesco era el primer homínido conocido. (Por cortesía del Cleveland Museum of Natural History.)



África Oriental. Los dos principales yacimientos en donde se han encontrado fósiles de *Australopithecus afarensis*, Hadar —en Etiopía— y Laetoli —en Tanzania— están separados por 1500 kilómetros. Evidencias de *afarensis* también han sido encontradas en Koobi Fora, al norte de Kenya.

co de la pelvis de *A. afarensis* implica un sistema de equilibrio durante el bipedismo más parecido al del chimpancé que al del hombre, en relación con la inclinación de la cadera. Al mismo tiempo argumentan que la superficie articular alunada de la fosa (el acetábulo) en que encaja la cabeza del fémur es menos completa en *A. afarensis* que en los hombres modernos. Es incompleta en la región afectada cuando la extremidad posterior completamente extendida pasa por debajo de la articulación de la cadera. Ergo, este tipo de paso no puede darse en *A. afarensis*.

Para completar el caso de la postura inclinada de la cadera y de la rodilla durante la marcha, los investigadores de la SUNY sugieren que la articulación de la rodilla no puede alcanzar una posición completamente extendida, tal como en los humanos modernos. En cambio, los investigadores de Kent State discuten la descripción efectuada de la anatomía en estos tres puntos y rechazan en consecuencia su interpretación funcional.

La forma de las superficies de articulación de determinados huesos del pie (metatarsianos) puede ser interpretada como implicando una mayor capacidad de flexión que habría resultado provechosa para trepar pero que habrían mermado la estabilidad en el momento de apoyarse sobre los dedos del pie. Aunque si la postura de *A. afarensis* fue realmente de cadera inclinada y rodilla inclinada entonces no habrían usado del recurso de apoyarse sobre los dedos en ninguna forma parecida a lo que ocurre durante el paso de los modernos humanos (capítulo XV).

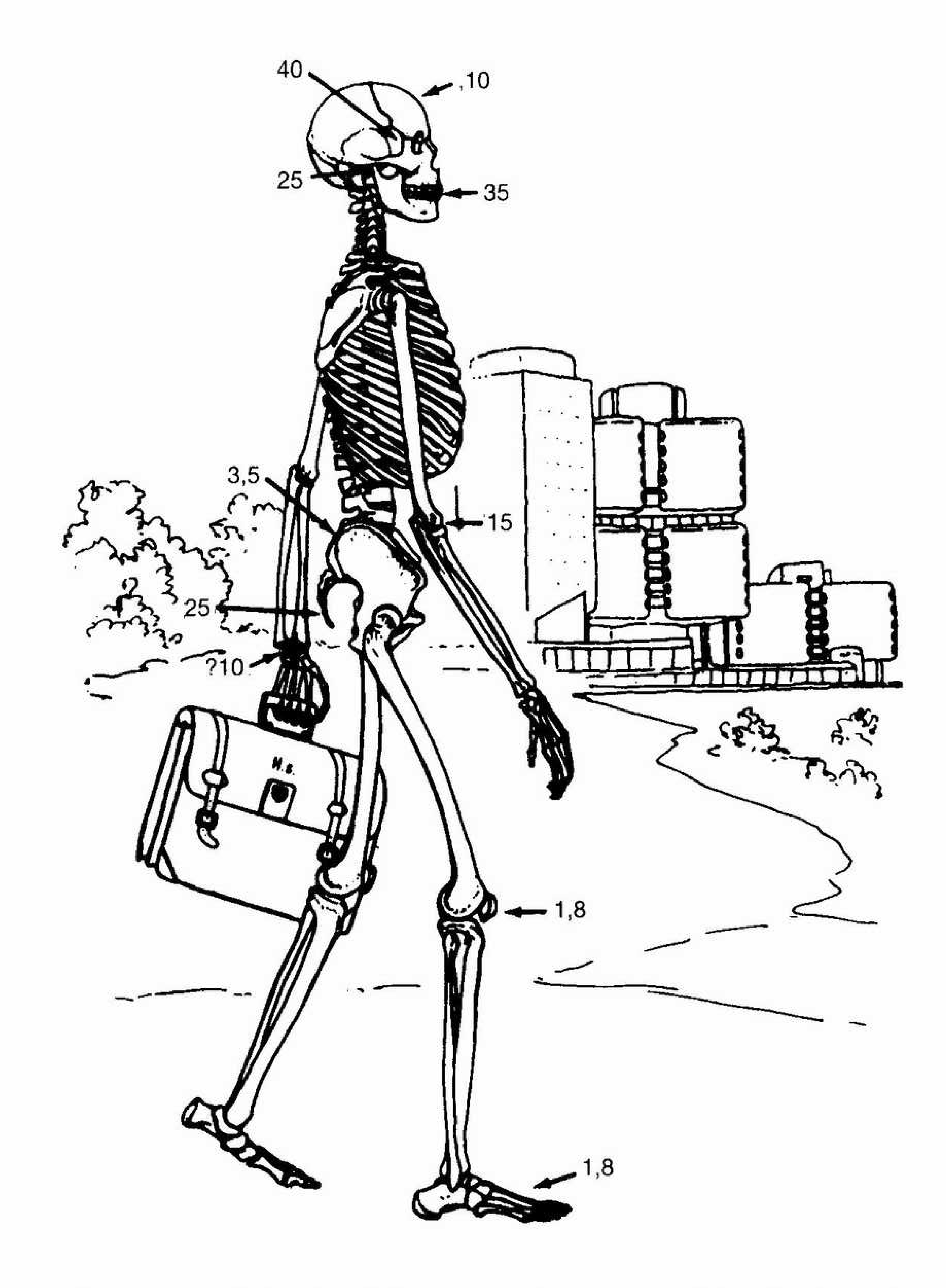
Finalmente, Jungers ha examinado recientemente el tamaño de las articulaciones de la cadera —particularmente de la cabeza del fémur— en los simios modernos, el hombre y *A. afarensis*. Es razonable esperar que si la mayor parte del tiempo el peso del cuerpo se distribuye sobre cuatro patas —como ocurre por ejemplo en los chimpancés y en los gorilas— entonces, hablando en términos relativos, las superficies de articulación de los miembros posteriores no sean tan grandes como cuando debe repartirse permanentemente todo el peso sobre ellos, como cuando ocurre en los humanos. A buen seguro, los hombres tienen superficies de la cabeza del fémur mucho más grandes que las de un simio del mismo tamaño. En *A. afarensis* aunque la superficie de la cabeza del fémur es más grande que la de un simio del mismo tamaño, queda

por completo fuera de la gama humana, lo cual lleva a Jungers a concluir que: «la adaptación al bipedismo terrestre en los primeros homínidos estuvo lejos de ser completa y no es funcionalmente equivalente a la moderna condición humana».

Otro aspecto de la anatomía postcraneal que merece ser destacado en relación con la biología de *A. afarensis* es la estructura de las manos. Aunque a menudo han sido tildadas de «sorprendentemente modernas», son de hecho más bien simiescas por cuanto se refiere a su capacidad manipulativa así como a su curvatura global. Por ejemplo, el pulgar es más corto que en la mano humana y las puntas de los dedos son mucho más estrechas. Los dedos humanos son anchos, un carácter relacionado con el alto grado de inervación requerido para la manipulación. Debe señalarse que las herramientas de piedra más antiguas conocidas tienen una datación de unos 2,5 millones de años, lo que significa que son post-*afarensis*.

Las primeras descripciones de *A. afarensis* sugerían un considerable dimorfismo sexual en el tamaño corporal, mayor incluso que entre los simios actualmente vivientes. En los últimos años considerables esfuerzos han sido dedicados al intento de cálculo del peso corporal de los primeros homínidos, en particular por parte de Henry McHenry de la Universidad de California, en Davis. Sus cálculos dan un promedio, para las *A. afarensis* hembras, de 30 kilogramos, y 45 para los machos, con estaturas promedio de 105 y 151 centímetros, respectivamente. En comparación, los pesos corporales hembra/macho, en kilogramos, en los gorilas actuales son de 75 y 158 kilogramos; de 40 y 54 para los chimpancés y de 54 y 65 para *Homo sapiens*. El grado de dimorfismo sexual de *A. afarensis* es intermedio entre el de los gorilas y el de los chimpancés y es concordante con una estructura social basada en grupos grandes de numerosos machos emparentados y hembras no relacionadas.

Aunque de postura bípeda, *A. afarensis* conservaba diversos rasgos de simio, en particular en las proporciones corporales. Tal como puede verse en la ilustración «Comparación de esqueletos», las piernas son relativamente más cortas y los brazos relativamente más largos que en los hombres modernos. Además, tal como Peter Chmid y Leslie Aiello han demostrado de forma indepen-



Herencia anatómica. Las distintas partes de nuestro esqueleto se han formado en momentos diferentes de nuestra historia. El cráneo bulboso, por ejemplo, es nuestra más reciente adquisición, de hace 0,1 millones de años, mientras que el modelo dentario básico es la más vieja, con una antigüedad de 35 millones de años; la antigüedad de otras partes se sitúa entre ambos extremos. (Por cortesía de John Fleagle.)

diente, la forma del tronco es simiesca, voluminoso en relación con su estatura.

En conjunto, por tanto, la anatomía de *A. afarensis* —y presumiblemente su conducta— responde a un tipo intermedio entre el simio y el hombre, un tipo estructural que no existe en la actualidad. En consecuencia, ha existido una cierta tendencia a calificar de «inestable» tal adaptación, al considerarla como parte de un proceso de «perfección» hacia el modelo humano, aunque de hecho este repertorio anatómico y conductual único debe ser considerado como un lote evolutivamente estable. Después de todo, la especie persistió durante por lo menos 2 millones de años y la estabilidad de su adaptación queda reflejada por la persistencia de numerosos aspectos anatómicos en *A. africanus*, un descendiente de *A. afarensis*.

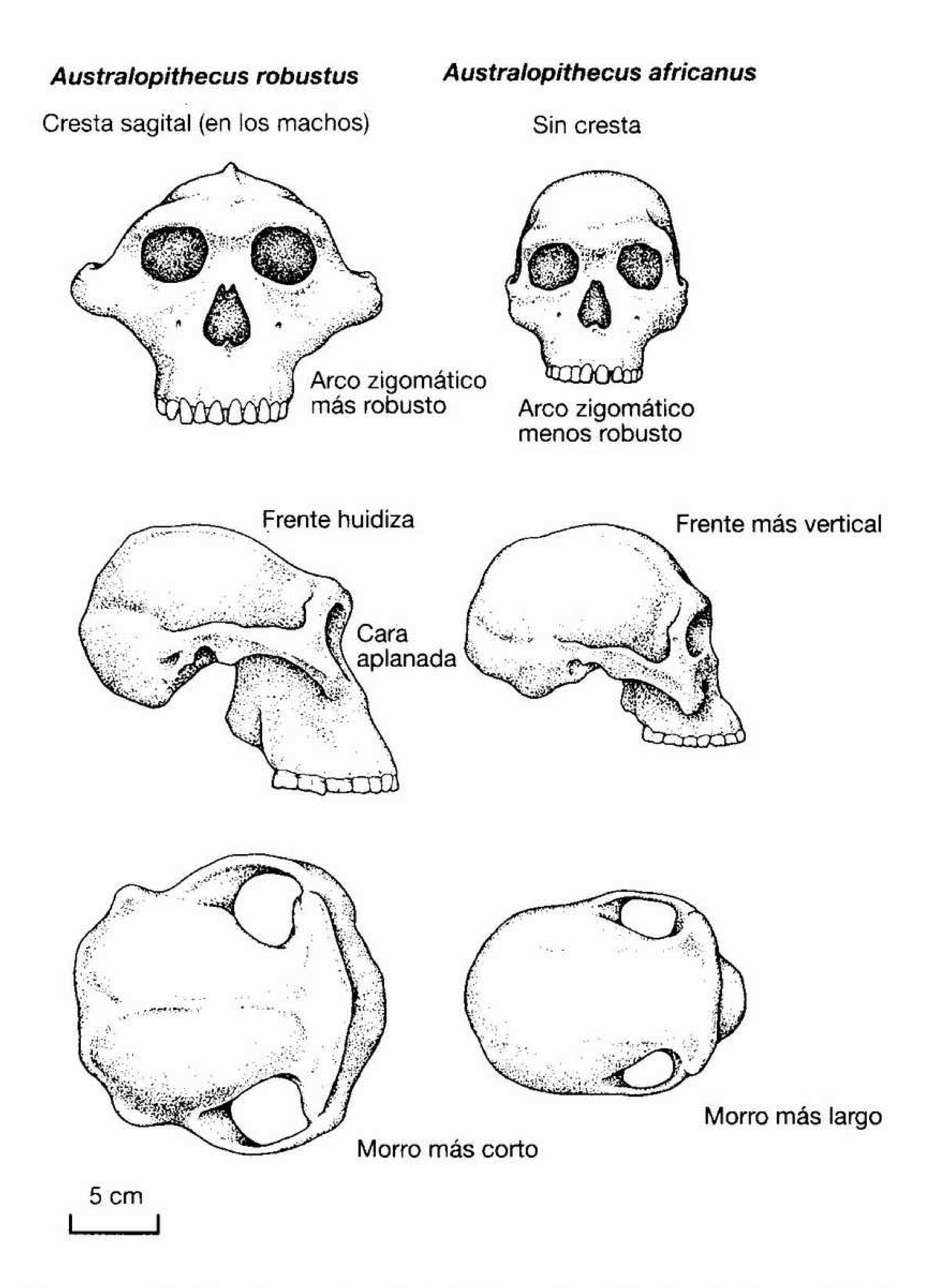
EL FLORECIMIENTO DE LOS HOMÍNIDOS

XVIII. LOS AUSTRALOPITECINOS

La familia de los homínidos se originó en un período comprendido entre 10 y 5 millones de años atrás con una única especie de simio bípedo. De la misma manera que ordinariamente sucede con los linajes de mamíferos de reciente establecimiento, la primera especie dio lugar, por etapas, a toda una gama de descendientes, originando un arbusto evolutivo relativamente exuberante. Inevitablemente algunas ramas individuales fueron expurgadas de vez en cuando originándose la extinción de especies y la aparición de otras nuevas. Eventualmente, y de forma atípica para el conjunto de los grupos de mamíferos, el arbusto de los homínidos quedó reducido a una sola especie —*Homo sapiens sapiens*—, como representante único de la familia.

Si pudiéramos viajar a África, digamos, 2 millones de años atrás, encontraríamos diversas especies de homínidos, compartiendo quizá un mismo hábitat, como es el caso hoy en día de algunos monos del Viejo Mundo, o quizá ocupando hábitats distintos, como hacen el gorila y el chimpancé. Cuántas especies de homínidos coexistieron entonces en el continente es objeto de debate e incertidumbre; no menos de tres, quizá seis, aunque pudieron ser más.

En cualquier caso parece claro que, aun tratándose de numerosas especies las que vivieron en el África de 2 millones de años atrás, podían dividirse en dos grupos: uno constituido por formas de cerebros relativamente grandes y muelas pequeñas mientras que en el otro encontraríamos cerebros pequeños y muelas relativamente grandes. Las especies de cerebro grande eran miembros del género *Homo*. Hasta el momento una sola especie de este grupo ha sido formalmente descrita —*Homo habilis*—, aunque mu-



Comparación de cráneos. La principal diferencia existente entre los australopitecinos robustos y gráciles es el aparato dentario; la especie robusta debió alimentarse a base de una dieta que requería una mayor masticación, tal como queda reflejado en el mayor tamaño de las muelas, el incremento de robustez de la quijada y la ampliación de las zonas de inserción de los músculos masticatorios. La mecánica masticatoria dicta la forma general de la cara y del cráneo. (Por cortesía de A. Walker y R.E.F. Leakey/*Scientific American*, 1978, todos los derechos reservados.)

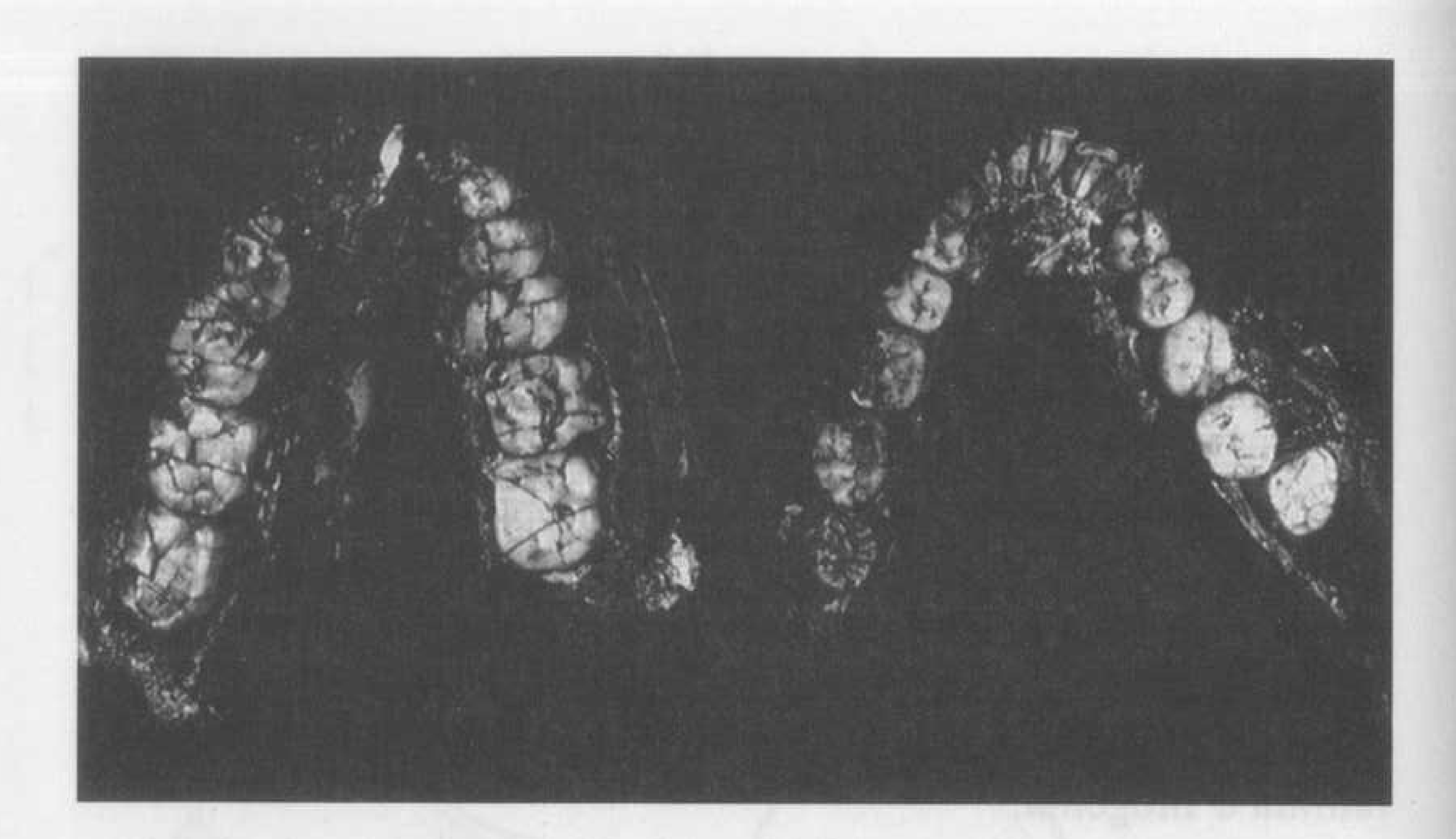
chos estudiosos creen que pueden identificarse otras. En el caso de que hubieran existido distintas especies de *Homo* en aquella época, sólo una pudo haber sido ancestral a los hombres modernos, mientras que el resto se habría extinguido. La identificación de las formas del segundo grupo es más discutible, pero en aras a la simplicidad les denominaremos australopitecinos (miembros del género *Australopithecus*): todos están extinguidos.

En este capítulo trataremos de la anatomía y la biología de los australopitecinos, mientras que el capítulo XIX se ocupará del grupo *Homo*, principalmente de *Homo habilis*, y en el capítulo XX consideraremos las hipótesis actuales acerca del parentesco entre las diversas especies de homínidos, es decir, de su árbol de familia o filogenia.

Igual que todos los homínidos primitivos, los australopitecinos fueron esencialmente simios bípedos con dentición modificada. Es probable que el modo de locomoción homínido y el aparato dentario humano fueran adaptaciones al hábitat —y por tanto a la dieta— distintas de las tradicionalmente asociadas a los simios (capítulo XV). Es probable que los homínidos vivieran en terrenos más abiertos; no tanto en las praderas de las narraciones tradicionales, como en sabanas arbustivas y arboladas. En ellas el alimento se encontraba probablemente en áreas francamente dispersas y, a juzgar por la estructura de las mandíbulas y dientes de los homínidos, parece haber requerido una mayor trituración que la dieta de los simios.

Los australopitecinos machos tenían un tamaño corporal significativamente mayor que el de las hembras (un 20-40 más altos, un 30-40 más pesados), lo que probablemente implica una competencia entre los machos para el acceso a las hembras (capítulo XII). Los australopitecinos fueron animales sociales, con una estructura social no dispar de la de los chimpancés (capítulo XIII).

A juzgar por la comparación de los fósiles de 2 millones de años conocidos, los australopitecinos fueron tan comunes en aquel paisaje como otros primates grandes, de espacios abiertos, especialmente los babuinos. Esto implica que las estrategias alimentarias de los homínidos y los babuinos no eran *radicalmente* distintas; por ejemplo, si los australopitecinos hubieran sido carnívoros, su densidad de población debería haber sido menor que la de los



Comparación de la mandíbula inferior de *Australopithecus robustus* (a la izquierda) y la de *Australopithecus africanus* (a la derecha). Nótense los macizos molares en la mandíbula de *Australopithecus robustus* de Swartkrans (a la izquierda) comparados con los de *A. africanus* de Sterkfontein (a la derecha). (Por cortesía de Milford Wolpoff.)



babuinos, animales principalmente vegetarianos. Una conclusión razonable que puede extraerse de esta observación y del estudio de las pautas de desgaste de la dentadura de los australopitecinos es que tales criaturas eran también principalmente vegetarianas.

Los australopitecinos de 2 millones de años de antigüedad son de dos formas: la «grácil» (que quiere decir delgado) y la «robusta» (de significado evidente). Hasta el momento ha sido identificada una única especie de australopiteco grácil, mientras que han sido descritas hasta cuatro especies de robustos. En África del Sur, por ejemplo, la especie grácil es *Australopithecus africanus* y la robusta *Australopithecus robustus*, mientras que el australopiteco robusto del África Oriental es *A. boisei*; la denominación de la especie grácil de África Oriental es más polémica, aunque algunos estudiosos aplicarían el nombre de *A. africanus* a algunos especímenes.

Los términos «grácil» y «robusto» parecen implicar sustanciales diferencias anatómicas entre ambas formas, más pequeña y delicada una, mayor y globalmente más maciza la otra, aunque en los

últimos años los estudiosos han señalado que la principal diferencia entre ambas formas reside en las adaptaciones dentarias y faciales para la masticación: las formas robustas tienen muelas trituradoras más grandes y mandíbulas más poderosas así como mayores músculos masticatorios y mayores inserciones musculares.

Por lo que respecta al resto del esqueleto los australopitecinos robustos y gráciles son comparables grosso modo, teniendo las especies robustas una estatura ligeramente mayor. Las estimas acerca del tamaño cerebral, basadas en un pequeño número de especímenes, confieren típicamente una ligera ventaja a las especies robustas sobre sus primos gráciles, aunque de hecho ambos están muy próximos a los 500 cm^3 (capítulo XVIII).

Ningún fósil incontestable de australopitecino ha sido encontrado fuera del continente africano. De hecho, la mayoría de los estudiosos piensan que los homínidos no abandonaron África antes, aproximadamente, de hace 1 millón de años, cuando *Homo erectus* expansionó su área de distribución hasta Eurasia (véase, sin embargo, el capítulo XXII).

A continuación veremos con algo más de detalle algunos de los rasgos de la anatomía de los australopitecinos que permiten calificarlos de homínidos, así como algunas de las diferencias entre las formas gráciles y robustas. Este repaso incluirá la dentadura, las mandíbulas, el cráneo, la pelvis y el esqueleto locomotor asociado y, finalmente, las manos. En cada caso trataremos de las implicaciones funcionales de dicha anatomía.

Los dientes, la mandíbula y la anatomía craneal forman en realidad un complejo funcional. Tal como hemos visto en el capítulo XVI, la adaptación dentaria homínida puede ser descrita en términos generales como dirigida a la formación de una máquina de moler. La diferencia entre las dos formas de australopitecinos es que las especies robustas han llevado esta adaptación hasta el extremo con enormes y planos molares e incisivos, cortantes, y caninos relativamente pequeños.

Esta exageración de la adaptación dentaria homínida puede observarse también en otros diversos aspectos en el grupo de los australopitecinos robustos. Por ejemplo, en todos los homínidos la arcada dentaria está más desplazada hacia debajo de la cara que

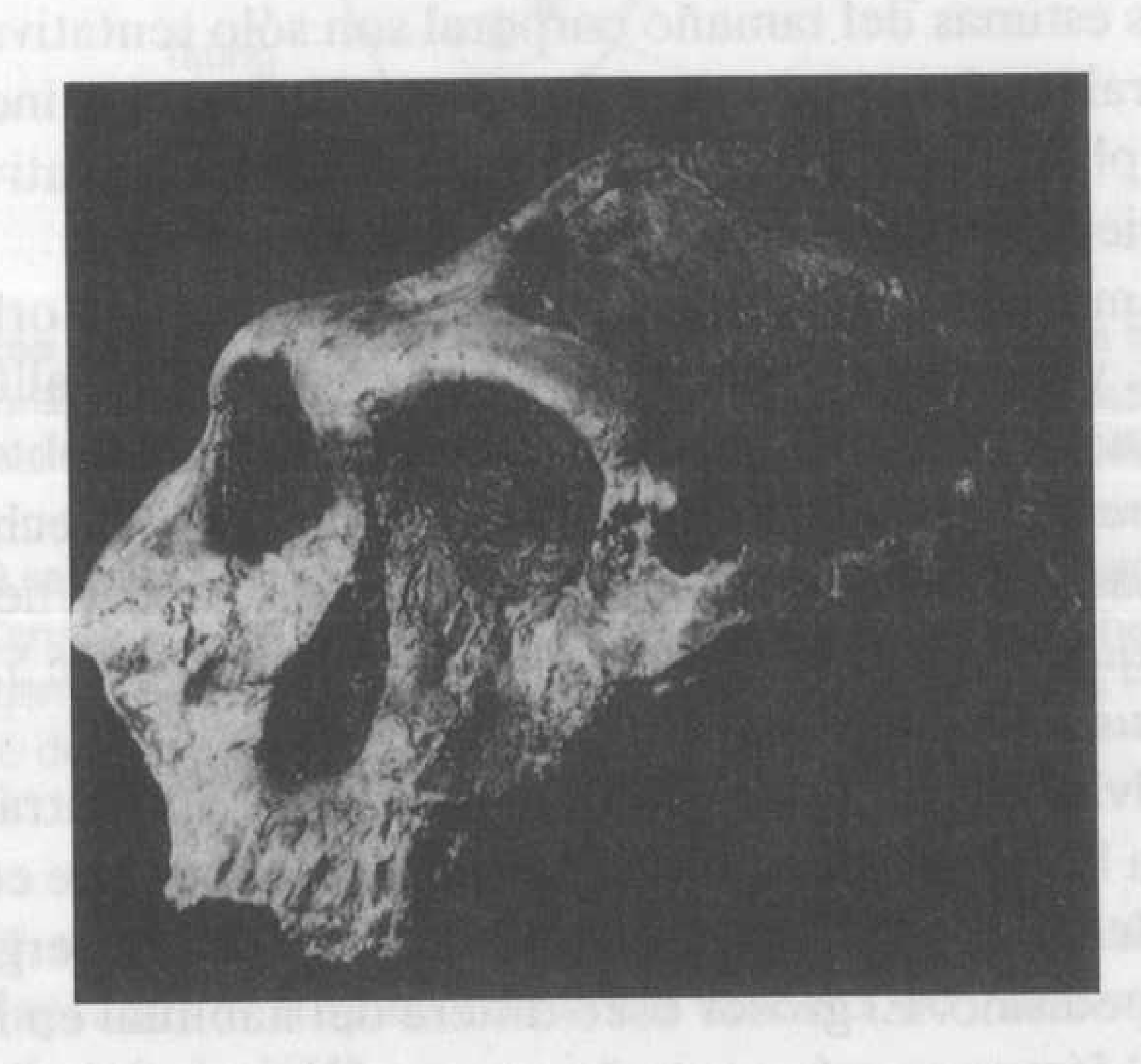
en los simios, lo que les confiere un perfil facial menos saliente y una eficacia masticatoria superior. En los australopitecinos robustos este desplazamiento es especialmente marcado, al tiempo que la robustez de la mandíbula inferior (quijada), que es una característica de los homínidos en comparación con los simios, es particularmente aparente en las especies robustas, lo que es un reflejo de una más potente acción masticatoria.

El incremento de la fuerza muscular necesaria para esta acción masticatoria en las formas robustas tiene dos consecuencias anatómicas. En primer lugar, uno de los músculos que acciona la mandíbula inferior —el músculo temporal— se inserta en una prominencia ósea en forma de cresta que se levanta en la parte superior del cráneo, de delante a atrás. Esta denominada cresta sagital, que también presentan los gorilas, está ausente en las formas gráciles. En segundo lugar, el gran tamaño del músculo temporal en los australopitecinos robustos y de un segundo músculo masticatorio, el masetero, es causa del desarrollo y prominencia del hueso de la mejilla (arco zigomático). Todo esto junto con el reforzamiento de la parte central de la cara por pilares óseos confiere a la cara de los australopitecinos robustos su característico aspecto «discal».

La muy obvia diferencia en los aparatos dentarios de los australopitecinos robustos y gráciles había sido interpretada como el resultado de una diferencia sustancial de dietas: hipotéticamente las formas robustas serían principalmente vegetarianas mientras que las gráciles serían mucho más carnívoras. En la última década, sin embargo, investigadores del The John Hopkins University, de la State University de Nueva York y de la Duke University han obtenido, de forma independiente, datos acerca del microdesgaste dental que implican una dieta vegetariana para los australopitecinos. Así por ejemplo, Alan Walker ha encontrado, utilizando el microscopio electrónico de barrido, que los modelos de microdesgaste en los australopitecinos robustos se parecen más bien a los de los chimpancés y orangutanes, animales que se alimentan de diversos tipos de fruta.

Más recientemente Frederick Grine y Richard Kay han concluido que las especies robustas consumían alimentos más duros que los ingeridos por las especies gráciles. La diferencia, han sugerido, se parece a la que existe entre el mono araña, que se alimenta





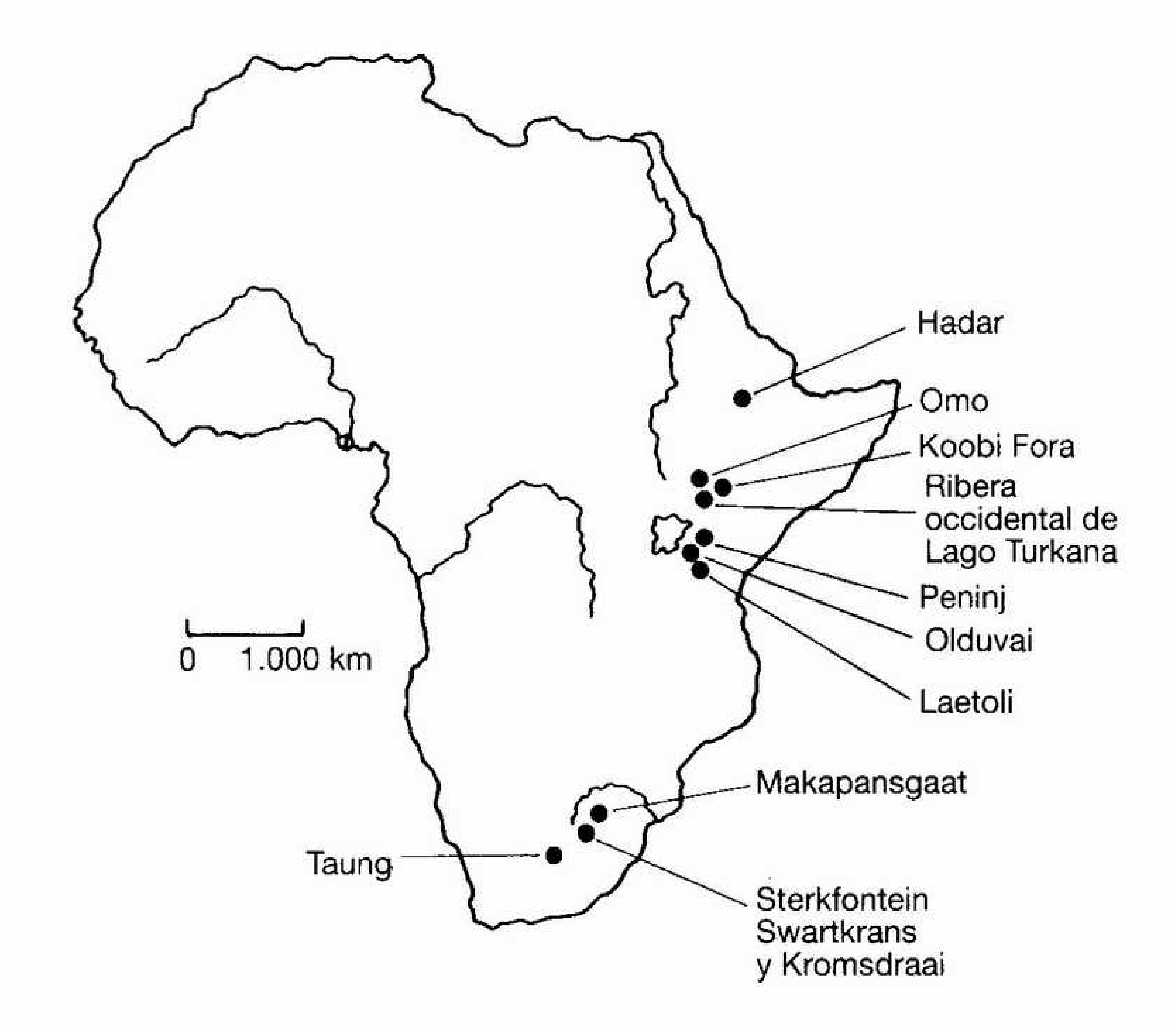
Comparación de las calaveras de los australopitecinos gráciles y robustos. Calavera del australopitecino grácil, *Australopithecus africanus*, de Sterkfontein, en África del Sur (arriba) y calavera de un australopitecino robusto del lago Turkana, en Kenya (abajo). Obsérvese la cara más maciza, la cresta sagital y los arcos zigomáticos más pronunciados en la forma boisei; se trata de adaptaciones anatómicas a la recia musculatura que accionaba la mayor mandíbula de esta especie de australopitecino. (Por cortesía de Peter Kain y Richard Leakey.)

de frutos maduros, y el saki barbudo, que se nutre de semillas contenidas bajo cubiertas duras. Tal diferencia en la dieta es concordante con la evidencia de que los australopitecinos robustos vivían en hábitats más secos, donde frutos y hojas blandos serían poco frecuentes. Andrew Sillen, un antropólogo de la Universidad de Ciudad del Cabo, en África del Sur ha puesto en duda recientemente la naturaleza estrictamente vegetariana de los australopitecinos robustos. Su determinación del contenido en estroncio de los fósiles implica por analogía con las especies modernas, que *A. robustus* incluía una cantidad significativa de carne en su dieta.

En términos de función y de tamaño global, los esqueletos postcraneales (es decir, a partir del cuello) de los australopitecinos robustos y gráciles son muy semejantes entre sí, por lo que puede deducirse a partir de la reducida cantidad de material fósil disponible. Las estimas del tamaño corporal son sólo tentativas debido a la naturaleza fragmentaria del registro fósil y a las incertidumbres que plantea la extrapolación de experiencias relativas a animales vivientes a criaturas extinguidas.

William Jungers de la State University de Nueva York, en Stone Brook, y Henry McHenry, de la Universidad de California, en Davis, han trabajado con distintos modelos a fin de obtener estimas del peso corporal, las cuales presentan una estrecha coincidencia. Las cifras para los pesos corporales macho/hembra en *Australopithecus africanus* son de 41/30 kilogramos, de 52/40 para *A. robustus* y de 49/34 para *A. boisei.*

La pelvis australopitecina de 2 millones de años atrás es muy parecida a la de Lucy, de un millón de años antes y que en el capítulo XV describimos como más adaptada a la marcha erguida que al cuadrupedismo. El grosor óseo difiere del habitual en *Homo;* la cabeza del fémur es más pequeña que en *Homo* y se halla unida a un cuello más largo y delgado. Interpretado antiguamente como un bipedismo menos eficiente que en *Homo*, actualmente se considera que este diseño refleja simplemente un distinto estilo de bipedismo, con, incluso, una mayor eficiencia biomecánica. Por el momento no ha sido posible identificar de forma inequívoca el pie australopitecino; ni el de los robustos ni el de los gráciles. Sin embargo, algunos huesos procedentes de yacimientos surafricanos in-



Yacimientos de australopitecinos. Los australopitecinos fósiles han sido encontrados únicamente en África. El primer descubrimiento fue realizado en Taung, África del Sur. Otros yacimientos surafricanos, Sterkfontein, Swartkrans y Kromdraai siguieron poco después. Más tarde aún fue excavado Makapansgaat. Cuando en 1959 se produjo el descubrimiento de *Zinjanthropus* en la Garganta de Olduvai, en Tanzania, el énfasis en los hallazgos fósiles se desplazó hacia el África Oriental. Además de Olduvai, los principales yacimientos son Koobi Fora (Kenya), el valle bajo del Omo (Etiopía) y, después, Hadar (Etiopía).

dican que, si bien tales especies eran completamente bípedas, estaban adaptadas a trepar, como en el caso de *Australopithecus afarensis* (capítulo XV).

Existe sin embargo una diferencia entre las manos de Lucy y las de los australopitecinos posteriores. Los huesos de la mano de *Australopithecus afarensis* eran claramente simiescos —con falanges curvas, puntas de los dedos delgados y pulgar corto—. Por el contrario, recientes análisis de los huesos de la mano de australopitecinos robustos del yacimiento de Swartkrans indican que son mucho más parecidos a los humanos. Randall Susman, de la State

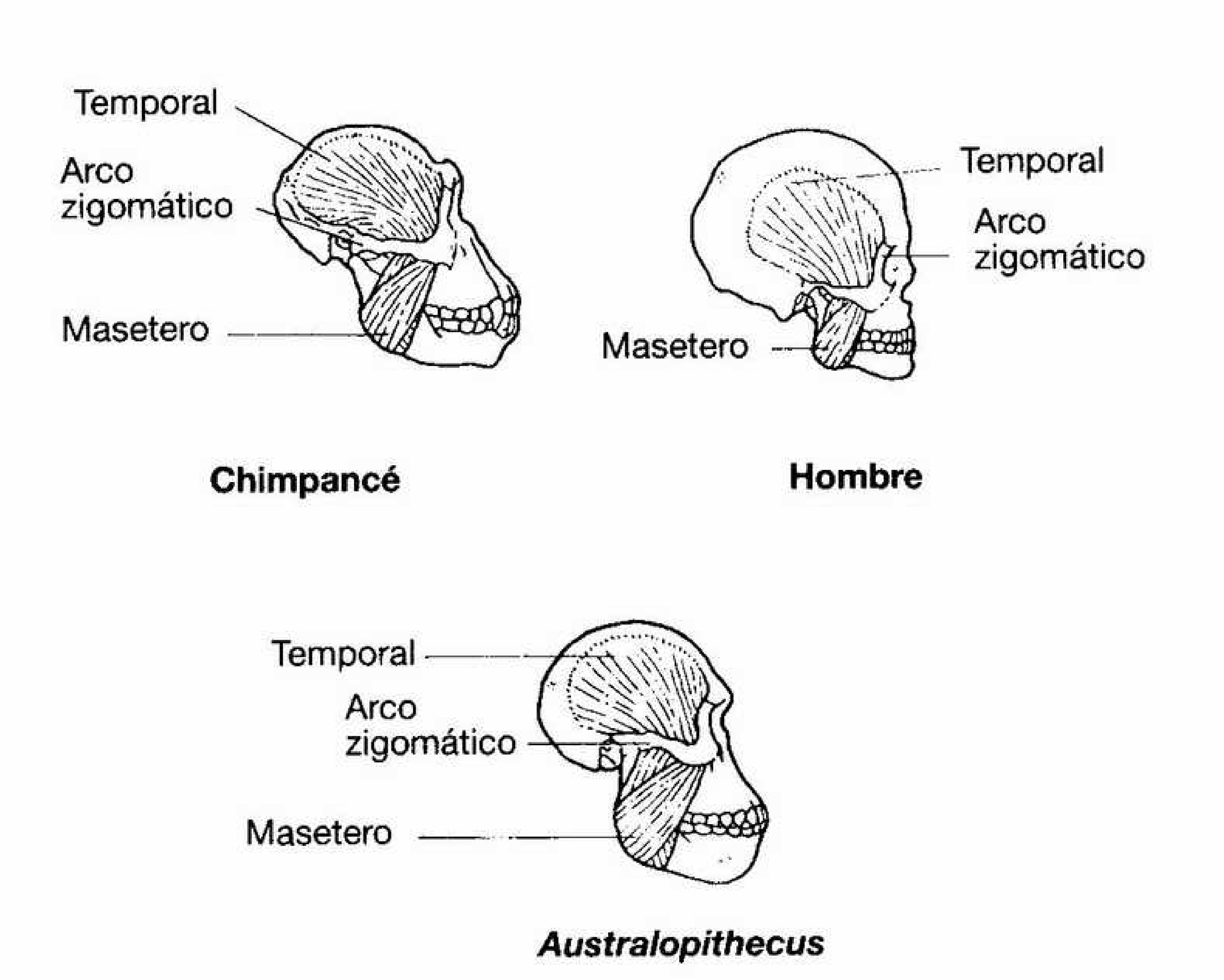
University de Nueva York, en Stone Brooks, señala que el pulgar es más largo y más móvil y que las puntas de los dedos eran mucho más anchas, un rasgo que puede asociarse con un mayor aporte sanguíneo y de terminaciones nerviosas a las sensibles yemas de los dedos. Susman considera que, desde un punto de vista anatómico, los australopitecinos robustos poseían probablemente la suficiente destreza manipulativa para poder fabricar herramientas de piedra, una habilidad que tradicionalmente ha sido considerada como algo perteneciente al estricto dominio de *Homo*.

Existen, sin embargo, diferencias de opinión con respecto a tales conclusiones. Herramientas de hueso simples —palos para cavar— han sido recientemente descubiertos en la cueva de Swartkrans, en África del Sur, de donde se conocen también fósiles de *A. robustus*, lo que puede ser considerado como un ulterior apoyo a la hipótesis de Susman. Sin embargo, existe la posibilidad de que las herramientas fueran fabricadas por especies de *Homo*, del cual, asimismo, han sido hallados fósiles en Swartkrans. Además, algunos estudiosos ponen en duda la naturaleza de los huesos de la mano estudiados por Susman, que opinan, podrían ser de *Homo* y no de *Australopithecus robustus*, como ella cree.

A menudo los australopitecinos gráciles y robustos son vistos como básicamente el mismo animal, aunque construido a escalas distintas. Funcionalmente hablando, esta idea es correcta en numerosos aspectos. Dicha relación fue considerada asimismo en términos de progresión evolutiva, siendo las especies gráciles ancestrales a las especies robustas, en las cuales los caracteres australopitecinos se habrían exagerado al máximo, y en especial el aparato masticatorio que se habría hecho más robusto. Si esto fuera cierto, entonces el registro fósil debería mostrarnos un incremento sostenido a lo largo del tiempo de la robustez dentaria, facial y mandibular.

El descubrimiento en 1985, en la orilla occidental del lago Turkana desbarató finalmente esta relación simple. Se trataba del descubrimiento, hecho por Alan Walker, del cráneo de un australopiteco, de 2,5 millones de años de antigüedad, más robusto que cualquier otro conocido hasta entonces. Evidentemente aquellos grandes molares, grandes huesos de las mejillas y aquella cara discoidal no podían ser el producto final de una línea evolutiva si ya se encontraban presentes al inicio de aquella supuesta línea. Tal descubrimiento hizo que la forma del árbol genealógico de la familia de los homínidos siga siendo motivo de controversia, una cuestión que trataremos en el capítulo XX.

El descubrimiento de Walker, conocido como la calavera Negra, era sorprendente no sólo por su gran antigüedad, sino por presentar una inesperada combinación de rasgos anatómicos. Esto es, aunque la cara era claramente parecida a la de los australopitecinos más robustos —*Australopithecus boisei*— el cráneo, y en particular las partes superior y posterior, eran iguales que las del homínido primitivo más antiguo conocido: *Australopithecus afarensis*.



Anatomía de la masticación. Dos músculos son importantes para el movimiento de la mandíbula inferior durante la masticación: el masetero, que se inserta en el arco zigomático (hueso masticatorio), y el temporal, que pasa a través de dicho arco. Cuanto mayores son los músculos masetero y temporal mayor es el arco zigomático. El tamaño de los músculos masticatorios del chimpancé es unas tres veces superior al de los humanos y el de los australopitecinos es mayor aún.

Tal combinación anatómica fue una sorpresa para la mayoría de la gente y un recordatorio de que la biología de los homínidos de 2 millones de años atrás era más complicada de lo que suponían las hipótesis en boga.

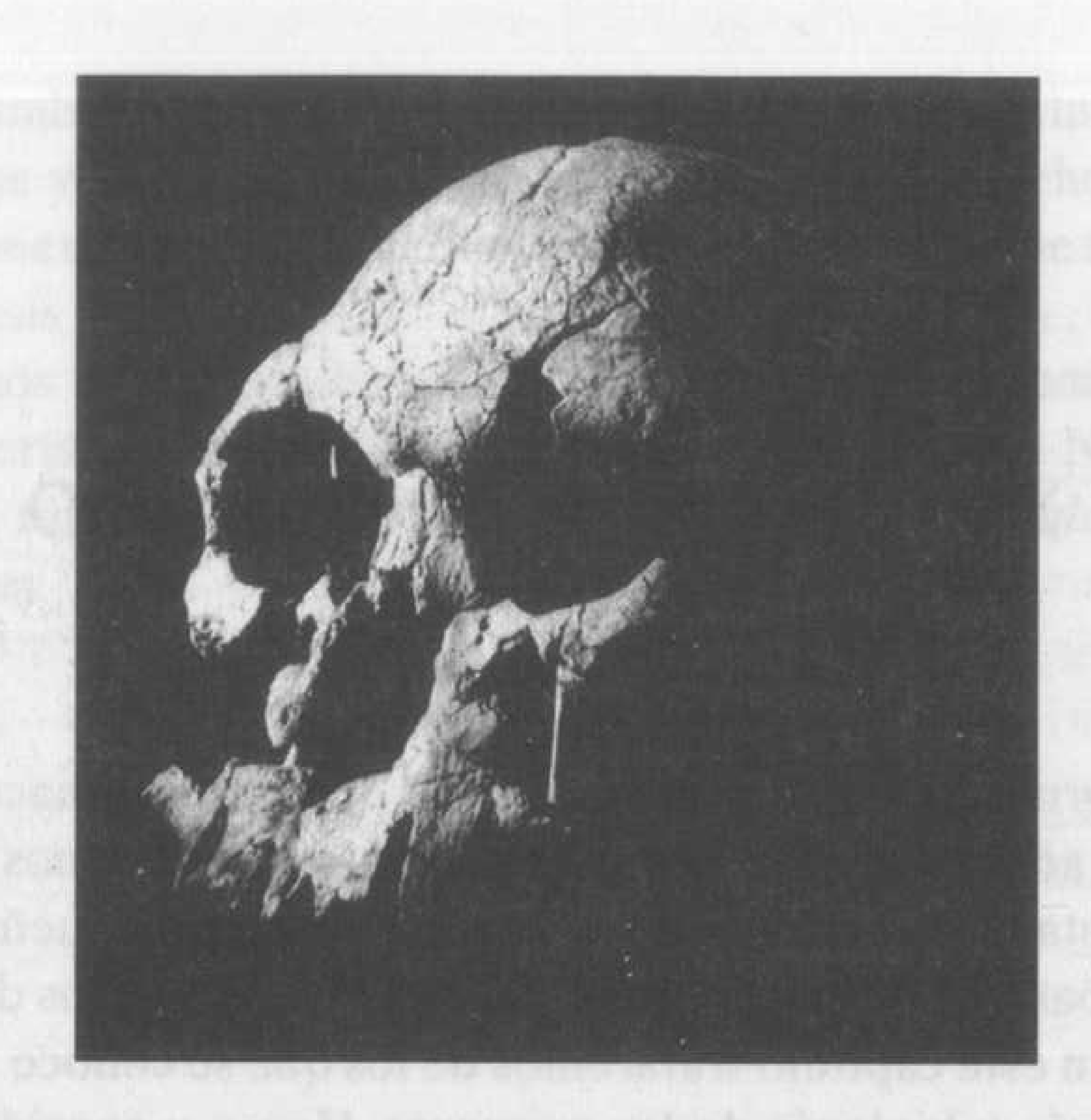
Algunos estudiosos han sugerido que la inusual combinación de características anatómicas presentes en la calavera Negra debería ser reconocida por la denominación de *Australopithecus aethiopicus.*

XIX. LOS PRIMEROS *HOMO*

Dos grupos distintos de homínidos coexistieron hace dos millones de años en África. Un grupo, los australopitecinos (capítulo XVII), estaba formado por especies de cerebro pequeño; el otro lo formaban homínidos de grandes cerebros, miembros del género *Homo*. En este capítulo trataremos de los que se conoce acerca de la anatomía y biología de los primeros *Homo* y consideraremos algunas de las incertezas que rodean el origen y composición de este grupo. En los últimos años han sido propuestas muchas ideas nuevas acerca de este grupo.

La definición del género *Homo* ha sido siempre algo polémica, algo no del todo ajeno, consciente o inconscientemente, a su estatus de «ser humano». Existe toda una serie de caracteres anatómicos que se encuentran de forma única en *Homo* —algunos aspectos de la pelvis, de los huesos del muslo, de los dientes, cara y cráneo, por ejemplo— pero lo que siempre se destaca de manera significativa en las definiciones de los estudiosos es el tamaño del cerebro. Ser *Homo* es ser un homínido de cerebro grande, alguien probablemente más adelantado tecnológicamente que los australopitecinos. La cuestión es, ¿que expansión cerebral califica para su admisión en el género *Homo*?

El promedio del cerebro humano moderno es de unos 1350 cm^3 de capacidad, con una gama de valores que oscilan entre 1000 cm^3 y 2000 cm^3, ¿Cuanto más pequeño que 1000 cm^3 puede ser un cerebro humano para seguir siendo considerado como tal. Antes de 1964 existían distintas estimas de tal «rubicón cerebral» que oscilaban entre 700 cm^3 y 800 cm^3. A finales de los años cuarenta, el antropólogo británico sir Arthur Keith propuso una cifra de 750 cm^3, a medio camino entre los más grandes cerebros de



Calavera de *Homo habilis* KNMER 1470. Cráneo reconstruido a partir de numerosos fragmentos hallados en la orilla oriental del lago Turkana, en Kenya. Obsérvese la cara menos prominente y el cráneo mayor, más redondeado, que el de los australopitecinos. El ejemplar 1470 tiene una capacidad craneal de unos 750 cm³ y está datado en 1,9 millones de años. (Por cortesía de Peter Kain y Richard Leakey.)

gorila conocidos y los cerebros humanos más pequeños. La propuesta de Keith fue unánimemente aceptada hasta 1964, cuando Louis Leakey, Phillip Tobias y John Napier avanzaron una nueva definición del género *Homo*, que incluía un rubicón cerebral a 600 cm³.

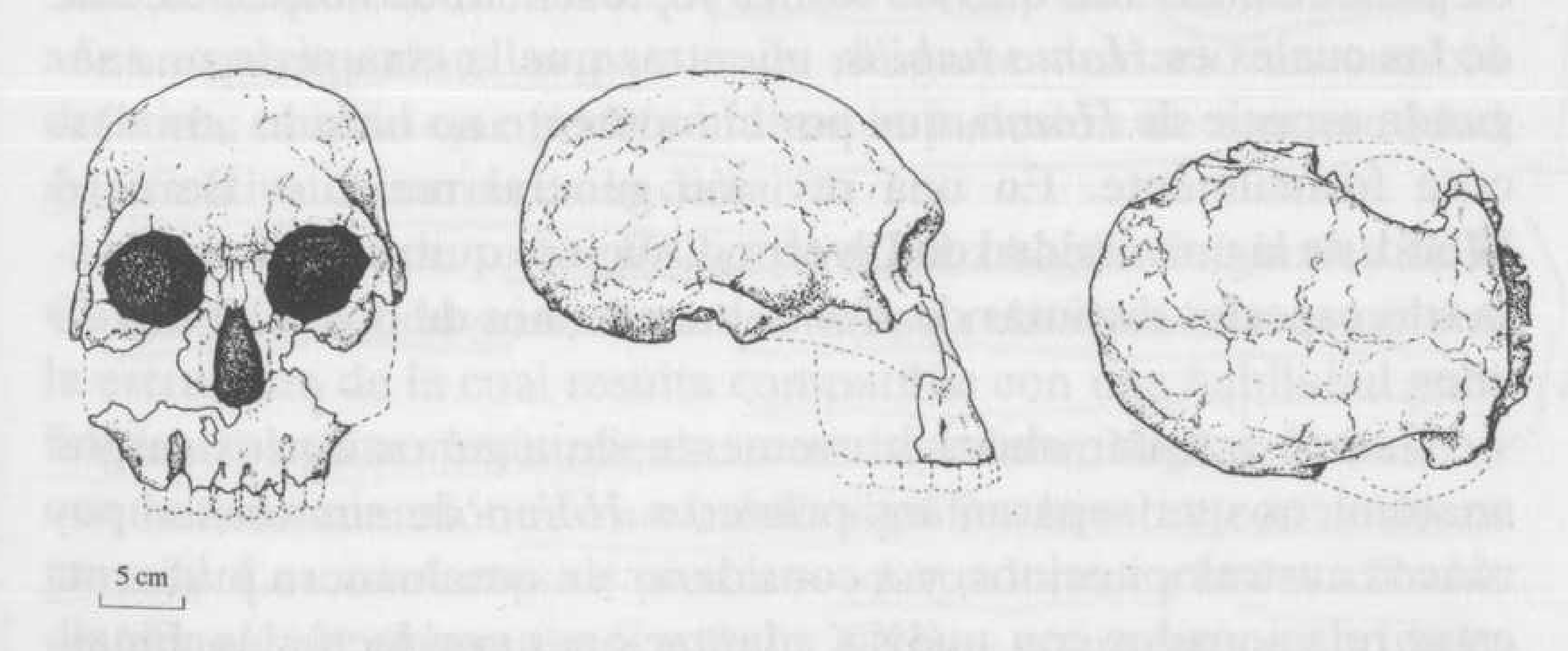
La nueva definición de Leakey y sus colegas iba asociada al anuncio de una nueva especie de *Homo* fósil —*Homo habilis*— encontrada en la Garganta de Olduvai entre 1960 y 1963. La razón para la reducción del rubicón cerebral en la nueva definición de *Homo* fue que el cráneo fósil perteneciente a la nueva especie tenía una capacidad de solo 680 cm³, una cifra que hubiera quedado por debajo del standard de Keith.

Los fósiles de Leakey procedían del mismo yacimiento donde había sido descubierto *Zinjanthropus*, y eran, por tanto, de la misma edad: 1,75 millones de años de antigüedad. *Homo habilis* era por tanto el miembro más antiguo identificado del linaje *Homo*, y

Leakey lo consideró un antepasado directo de *Homo sapiens*, asumiendo que *Homo erectus* era una rama lateral y no una especie intermedia. Por el contrario, la mayor parte del resto de estudiosos consideran una línea evolutiva continua desde *Homo habilis*, pasando por *Homo erectus*, hasta *Homo sapiens*.

El anuncio de *Homo habilis* originó tremendas objeciones en el seno de la comunidad antropológica, algunas de las cuales no se han acallado todavía. En un artículo publicado en 1986, el antropólogo británico Christopher Stringer explicaba así la substancia de aquella reacción negativa: «Los dos principales argumentos contra la existencia de *Homo habilis* se centraban en la supuesta falta de «espacio morfológico» entre *Australopithecus africanus* y *Homo erectus* para una tal especie y en la cabal variación existente entre los especímenes asignados a la especie». El título del artículo de Stringer, «La credibilidad de *Homo habilis*» da idea de la magnitud de las incertidumbres en boga acerca de la especie putativa *Homo habilis*.

El primero de los dos argumentos —la cuestión del espacio morfológico— descansa sobre la propuesta de que *Australopithecus africanus* es un antepasado de *Homo erectus*. El argumento es que, si bien existen algunas diferencias anatómicas claras entre ambas especies —especialmente un mayor cerebro en la segun-



Tres perspectivas de la calavera de *Homo habilis* KNMER 1470, procedente de Koobi Fora (Kenya). Este cráneo es más redondeado que el de los australopitecinos y el estrechamiento postorbital (la distancia entre las sienes) es menos pronunciado, a causa del agrandamiento del cerebro, de unos 750 cm³. (Por cortesía de A. Walker y R.E.F. Leakey/*Scientific American*, 1978, todos los derechos reservados.)

da— son de hecho muy semejantes en muchos aspectos. Son *tan* semejantes, según el argumento, que es difícil imaginar algo intermedio entre ambas que no pueda ser descrito fácilmente como una variante normal o bien del antepasado putativo o bien del descendiente putativo. (La expresión «espacio morfológico» alude simplemente al grado de diferencia anatómica entre las dos especies). Realmente, al menos la mitad de los especímenes que habían sido asignados por algunos estudiosos a *Homo habilis* han sido atribuidos por otros, de forma distinta a *Australopithecus africanus* o a *Homo erectus*.

El segundo argumento se refiere a la gama de variación anatómica entre los especímenes que, de forma variada, han sido considerados pertenecientes a *Homo habilis*. Esta variación tiene que ver tanto con la morfología craneana y dentaria como con el tamaño cerebral que oscila desde cerca de 600 cm^3 hasta más de 800 cm^3. Las interpretaciones de esta variación anatómica difieren. Algunos estudiosos sostienen que esta gama de diferencias anatómicas en el seno del grupo no es otra cosa que una variabilidad normal en el interior de una especie, incluyendo las diferencias entre machos grandes y hembras pequeñas. Otros en cambio siguen la línea argumental de la objeción del espacio morfológico y afirman que no existe una tal especie *Homo habilis*. Otros, por su parte, consideran que los fósiles representan dos especies, una de las cuales es *Homo habilis*, mientras que la otra sería una segunda especie de *Homo*, que por el momento no ha sido aún descrita formalmente. En una revisión general reciente, Bernard Wood, de la universidad de Liverpool sugiere que pudo haber hasta tres especies distintas de *Homo* hace menos de dos millones de años.

Vamos a tratar ahora brevemente de algunos de los rasgos anatómicos que separan los primeros *Homo* de sus contemporáneos australopitecinos, y a considerar en que manera pudieron estar relacionados con nuevas adaptaciones conductuales. Finalmente discutiremos algunos aspectos de las hipótesis multiespecíficas.

En primer lugar la capacidad cerebral, como ya hemos señalado anteriormente, es mayor que en los australopitecinos, un cambio que trae como consecuencia diversas características a él

asociadas. Por ejemplo, la zona de las sienes se estrecha marcadamente en los australopitecinos (algo que es más claramente observable cuando se mira el cráneo desde arriba), un rasgo que se conoce con el nombre de constricción postorbitaria. En los primeros *Homo* dicha constricción está muy reducida debido al aumento cerebral. Además, en los australopitecinos la cara es ancha con relación al tamaño de la bóveda craneana, una ratio que se reduce en las especies de *Homo* provistas de grandes cerebros. El propio hueso craneano es más delgado en *Homo* que en *Australopithecus*.

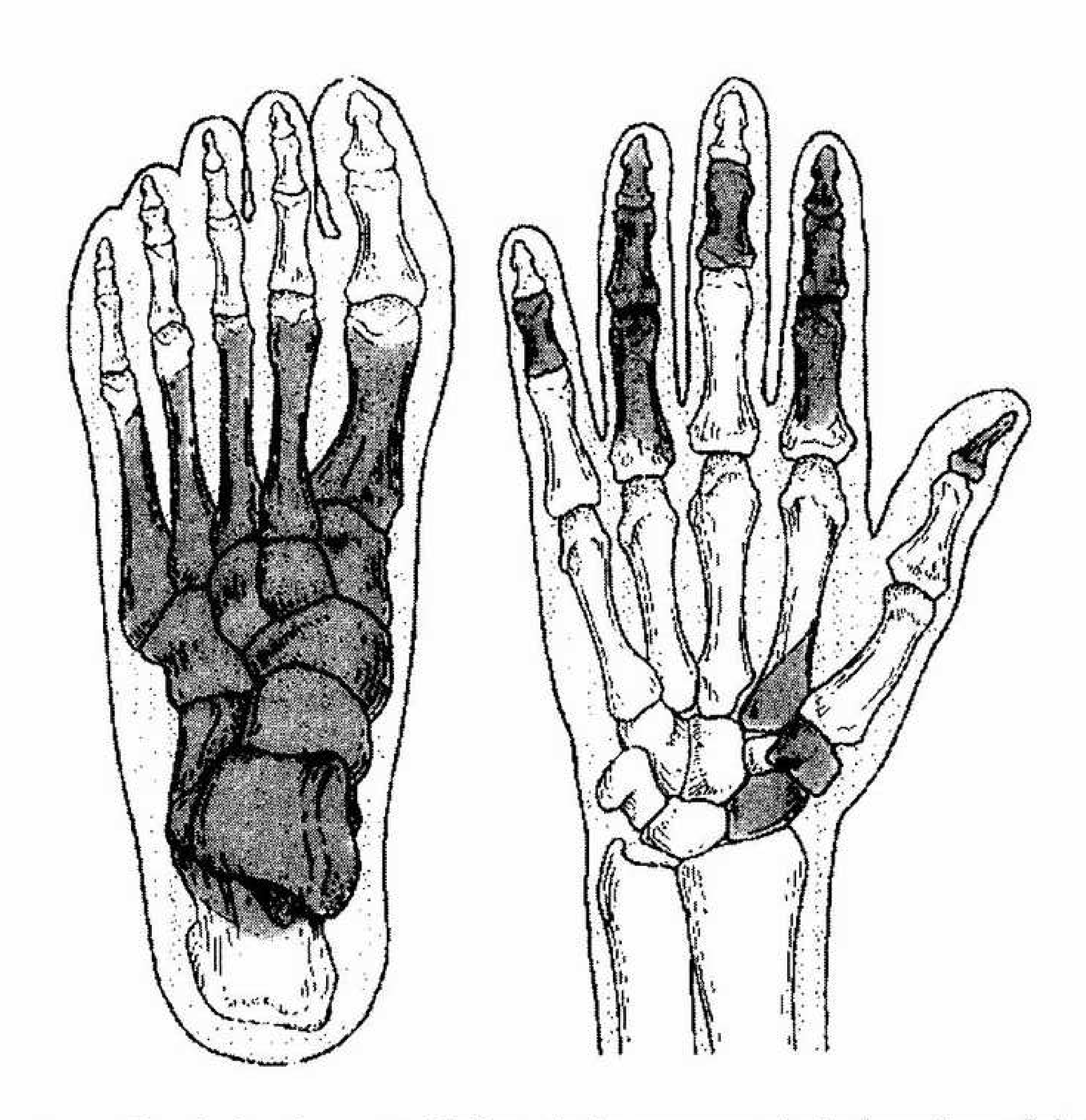
Las arcadas dentarias están desplazadas por debajo de la cara como en otros homínidos primitivos, un rasgo que se exagera aún más en especies posteriores de *Homo*. La mandíbula y la dentición de *Homo habilis* es, sin embargo, menos poderosa que la de los australopitecinos. Aunque los dientes están cubiertos por una gruesa capa de esmalte dentario, su aspecto general no es tanto el de una máquina de moler como en el caso de los homínidos de cerebro pequeño. Las muelas son más pequeñas y los dientes de la cara más grandes que los de los australopitecinos, y los premolares más estrechos. Las pautas de desgaste de los dientes de *Homo habilis* son, sin embargo, indistinguibles de las de los australopitecinos; el modelo es el de una alimentación frugívora generalizada. Solamente con la evolución de *Homo erectus* hace 1,6 millones de años experimentan las pautas de desgaste dentario un cambio drástico, cambio que podría indicar la inclusión de una cantidad significativa de carne en la dieta.

El conjunto de restos fósiles de *Homo habilis* originales de la Garganta de Olduvai incluye una mano relativamente completa, la estructura de la cual resulta compatible con una habilidad para fabricar y utilizar herramientas, concluye John Napier. Por cierto que la denominación *Homo habilis* significa hombre con destreza manual. Los artefactos de piedra —«raspadores» y lascas afiladas de tecnología olduvense (capítulo XXI)— aparecen por primera vez en el registro fósil hace unos 2,5 millones de años. Aquellos que asumen que solo *Homo* fabricaba herramientas (véanse los capítulos XVIII y XXI para otros puntos de vista) predijeron que eventualmente se encontrarían evidencias fósiles de especies primitivas de *Homo* de aquella antigüedad. A principios de 1992 una

tal evidencia fue publicada por Andrew Hill de la Universidad de Yale y Steven Ward del Northeastern Ohio Universities College of Medicine. El espécimen, un pequeño fragmento de hueso temporal derecho fue descubierto en la Formación Camerún de Kenya en 1967 y reanalizado recientemente. La datación radiométrica da una edad de 2,4 millones de años de antigüedad, aunque algunos observadores cuestionan el hecho de que el hueso proceda del estrato al que ha sido asignado. Si fuera así, entonces dicho espécimen constituiría la más antigua ocurrencia conocida de *Homo* y su aparición vendría a coincidir con el origen de una especie de australopitecino robusto y con un destacado evento de enfriamiento, cuya naturaleza promovería, en opinión de algunos, la especiación. En caso contrario, su edad y significado son inciertos.

La evolución de las habilidades tecnológicas asociadas a la fabricación de herramientas de piedra ha sido considerada siempre como una explicación satisfactoria para la expansión de la capacidad cerebral en el linaje *Homo*. Si los australopitecinos fueran en realidad igualmente hábiles entonces dicha explicación perdería fundamento. Debió de haber, presumiblemente, algún tipo de presión de selección sobre las destrezas mentales que separara los linajes *Homo* y australopitecino. Lo que resulta difícil de determinar es si iba asociada al desarrollo de actividades de subsistencia más complejas o se enmarcaba en el dominio de unas interacciones sociales más complejas (capítulo XXVIII).

Con independencia del grado de complejidad conductual relacionado con una mayor exigencia de vigor cerebral, *Homo habilis* mantuvo, al parecer, la capacidad para trepar que resulta evidente en la anatomía del homínido más antiguo, *Australopithecus afarensis*. En 1982 Randall Susman y Jack Stern de la State University de Nueva York, en Stony Brooks, publicaron un análisis de los huesos de la mano y del pie, que formaban parte del hallazgo inicial de *Homo habilis* en la Garganta de Olduvai. «El esqueleto representa un mosaico de rasgos primitivos y derivados que indican un homínido primitivo capaz de andar de forma bípeda y de fabricar herramientas de piedra pero que al mismo tiempo mantenía la capacidad habitual de los hominoides para trepar a los árboles» decían. Esta afirmación es puesta en duda por algunos estudiosos así como la certeza de que el pie y la mano estudiados pertenecieran a un mismo individuo, de 13 años de edad.



Reconstrucción de los huesos fósiles de la mano y el pie (sombreado) de *Homo habilis* de la Garganta de Olduvai, Tanzania. El pie tiene todo el aspecto de uno moderno, aunque por su ausencia, nada se puede decir de los dedos. La mano es también esencialmente moderna, pero la curvatura en los huesos de los dedos y los fuertes puntos de sujeción muscular son indicios de una poderosa mano prénsil, utilizada probablemente en una vida arbórea. Los nervios y los vasos sanguíneos en la punta de los dedos son más numerosos en *Homo habilis* que en homínidos anteriores, lo que indica mayor sensibilidad y mayor habilidad manipuladora.

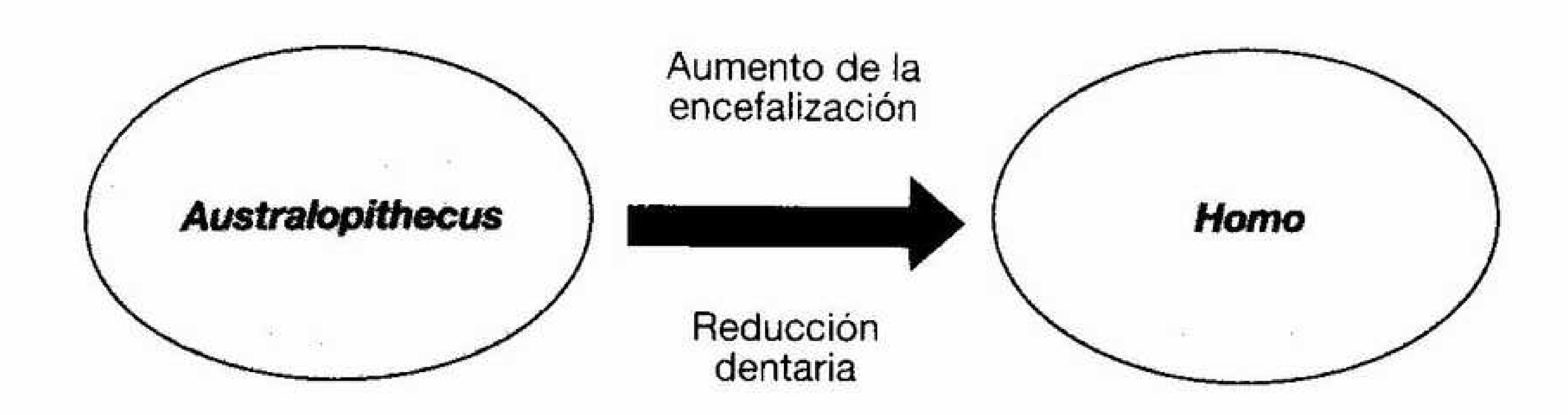
En términos absolutos las colecciones de homínidos fósiles son bastante dispersas, a excepción de algunos espectaculares hallazgos de «esqueletos parciales» de *Australopithecus afarensis* y de *Homo erectus*, en los últimos años. Sin embargo parece bastante claro que en los homínidos más primitivos, y de modo general en los australopitecinos existió, en cada especie, una diferencia considerable en el tamaño corporal de machos y hembras. También pa-

rece evidente que este pronunciado dimorfismo sexual se vio ampliamente reducido en *Homo erectus*, una especie que evolucionó hace unos 1,6 millones de años, debido principalmente a un incremento del tamaño de las hembras. Se ha argumentado a menudo que la disminución de un tan marcado dimorfismo sexual podría haber empezado ya en el primer miembro del linaje *Homo*, quizá incluso de manera total.

Cuando Donald Johanson y sus colegas dieron cuenta en 1986 del descubrimiento de un esqueleto parcial muy fragmentado de *Homo habilis* en la Garganta de Olduvai, esta suposición pareció desahuciada. Se trataba de un hallazgo de 1,8 millones de años de antigüedad. El fósil —sus más de 300 fragmentos—, pertenecían a una hembra madura que medía solamente un metro, algo menos que la diminuta Lucy. Sus brazos eran muy largos; la ratio longitud del brazo con respecto a la longitud de la pierna era del 95 % un poco mayor que en *Australopithecus afarensis*— comparada con el 70 % propio de los hombres modernos. Aunque el fósil codificado como OH 62— es muy parecido en numerosos sentidos a *Australopithecus afarensis*, sus descubridores sostienen que se trata de un *Homo habilis* en base a la comparación con un ejemplar de paladar de Sterkfontein, en África del Sur.

Si OH 62 era realmente un *Homo habilis* entonces, dado su pequeño tamaño, el dimorfismo sexual con respecto al tamaño pudo haber sido tan grande en esta especie como lo era entre los australopitecinos. Sin embargo existen considerables dudas acerca de la identidad de este espécimen tan fragmentado y muchos empiezan a argumentar que constituye de hecho otra indicación de la diversidad de especies de aquel período. Así por ejemplo, Alan Walker y Richard Leakey han postulado que por lo menos dos especies de no-robustos coexistieron en Koobi Fora hace unos 2 millones de años; una de ellas sería *Homo habilis*, mientras que la otra, todavía no descrita, incluiría a OH 62. Actualmente se asume que *Homo habilis*, ejemplificado por KMNER 1470, es un antepasado de *Homo erectus*, mientras que la reciente revisión de Bernard Wood propone un árbol evolutivo para *Homo* aún más ramificado.

En su análisis de las proporciones corporales de los homínidos primitivos, Leslie Aiello ha encontrado una forma humana de



Tendencias evolutivas en los homínidos. La transición desde *Australopithecus* a *Homo* estuvo acompañada por un incremento del tamaño cerebral y un decrecimiento de la robustez de las muelas. Esta tendencia continuó en especies posteriores de *Homo*.

cuerpo pequeño en proporción a la estatura, que se diferencia de la forma simiesca, de cuerpo grande en proporción a la estatura. Todos los australopitecinos pertenecen a la forma simio: *Homo erectus*, por su parte es de la forma humana, así como algunos ejemplares atribuidos a *Homo habilis*. En cambio, OH 62 encaja mejor en el grupo simio. Este desplazamiento desde las proporciones corporales propias de un simio hasta las proporciones humanas se da únicamente en *Homo* y se acepta como algo asociado a un cambio adaptativo que incluye una mayor actividad habitual.

Los antropólogos están experimentando más incertidumbres acerca de la interpretación de los fósiles de *Homo habilis* y de sus contemporáneos que en cualquier otro momento desde que dicha especie fue descrita, exceptuando quizá el período de su recepción inicial. Tal como Bernard Wood ha dicho recientemente, la solución de este rompecabezas filogenético requerirá más fósiles del período de tiempo de unos 2 millones de años de antigüedad y métodos más potentes para analizarlos.

XX. UNA REVISIÓN DE LOS HOMÍNIDOS TEMPRANOS

Este capítulo explorará los recientes desarrollos y las ideas actuales acerca del modo en que los homínidos primitivos están evolutivamente relacionados entre sí. Esta materia —la filogenia— siempre ha atraído entre los antropólogos una considerable atención, eclipsando a menudo cuestiones más básicas de la biología de los homínidos, como las estrategias de subsistencia o la conducta.

Los árboles evolutivos —filogenias— pueden construirse únicamente con aquellas especies que han sido identificadas. Esta perogrullada es digna de ser tenida en cuenta porque existen buenas razones para creer que el grupo de especies de homínidos reconocidas como tales por los antropólogos es incompleto, quizá de forma substancial. No sólo existen muchas posibilidades de que en la próxima década se descubran nuevas especies de homínidos fósiles sino que además diversos estudiosos piensan que algunos fósiles ya conocidos representan especies distintas de las formalmente descritas hasta el momento. En consecuencia, este carácter incompleto del registro fósil debería ser retenido en la mente frente a cualquier hipotético diagrama de «la» filogenia de los homínidos.

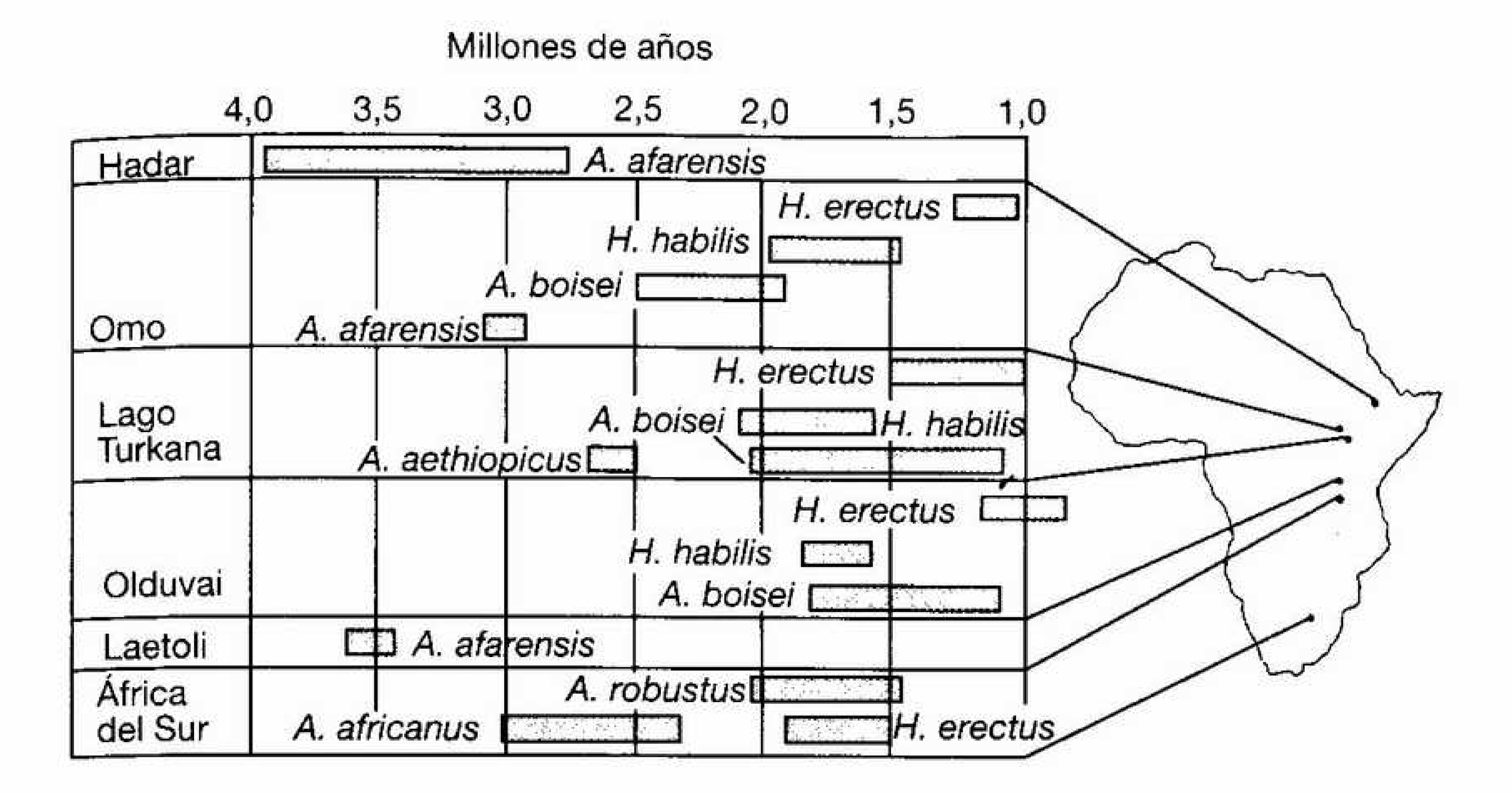
Asumiendo que, por término medio, las especies de primate tienen una longevidad de alrededor de 1 millón de años, Robert Martin del Instituto Antropológico de Zurich ha calculado que han existido unas 6000 especies de primates. Las 183 especies de primates vivientes representan, por tanto, solo un 3 por ciento del total. Más particularmente, aunque se ha calculado que en los últimos 35 millones de años han existido 84 especies de hominoides,

conocemos, en el registro fósil, menos de la mitad. Y de las 16 especies de homínidos que se ha calculado han existido en, aproximadamente, los últimos 8 millones de años, un máximo de nueve han sido descritas de entre los fósiles recuperados hasta el presente. De modo que al árbol de familia que construyamos en la actualidad le faltarán probablemente la mitad de las ramas.

Tal como ya hemos indicado anteriormente, algunas de estas ramas podrán ser ocupadas cuando nuevas especies fósiles sean desenterradas del suelo, pero como ha señalado recientemente Ian Tattersall, otros factores pueden ser también de aplicación: «en los últimos años se ha dedicado una atención creciente a la búsqueda de modelos para el registro humano fósil», señala Tattersall, un antropólogo del American Museum of Natural History. «La verosimilitud de cualquier intento de identificar un modelo viene limitada, sin embargo, por la precisión con que seamos capaces de identificar las especies en aquel registro... Es difícil de eludir la conclusión de que en la práctica taxonómica corriente existe una clara tendencia a subestimar la abundancia de especies en el registro fósil de los primates, y, especialmente, en el de los homínidos».

La práctica taxonómica a la que se refiere Tattersall tiene que ver con la interpretación de la variabilidad anatómica. Durante la primera mitad del presente siglo fue común entre los estudiosos otorgar un nuevo nombre específico virtualmente a cada nuevo fósil desenterrado. Cada variante de estructura anatómica era tomada como una indicación de una especie distinta, en una práctica clasificatoria «al por menor». El resultado fue una plétora de nombres en el registro hominoide. En 1965 Elwyn Simons y David Pilbeam, ambos por entonces en la universidad de Yale, racionalizaron aquel desorden paleontológico y redujeron el número de géneros y de especies a un simple puñado. Este enfoque, «al por mayor» interpreta las diferencias anatómicas como variaciones en el seno de una misma especie más que como variaciones entre especies distintas,

El enfoque «al por mayor» devino guía ética de la antropología y llegó a su extremo con la «hipótesis de una sola especie» que fue popular durante la década de los sesenta y principios de los setenta. Promulgada por Loring Brace y Milford Wolpoff, de la Univer-

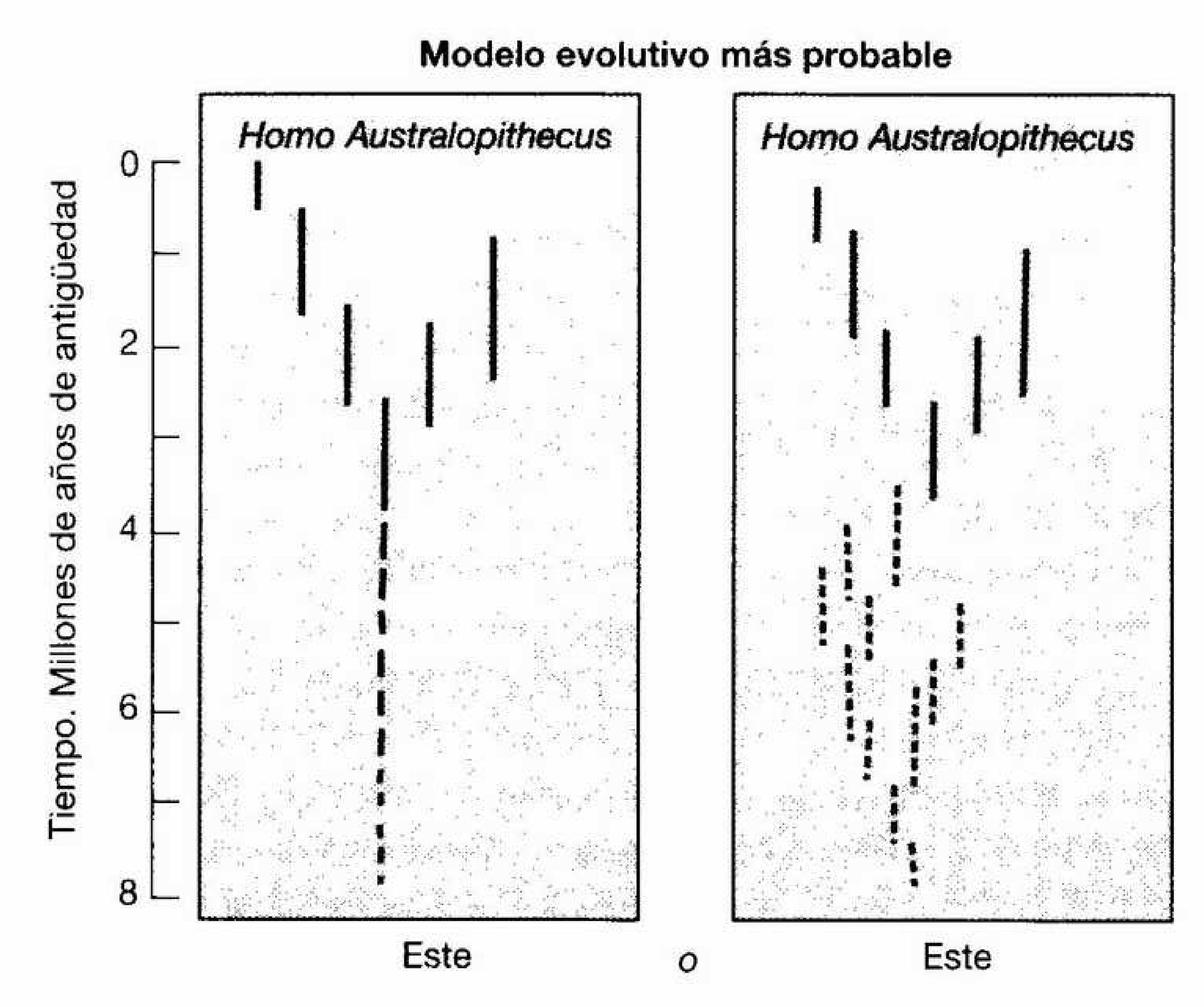


Geografía de los homínidos. Todos los hallazgos confirmados de homínidos de más de cerca de 1 millón de años han sido realizados en África, y en especial en África del Sur y África Oriental. Solo después de aquella época se desplazaron los homínidos más allá del continente africano y entonces, únicamente *Homo erectus*.

sidad de Michigan esta noción explicaba todas las diferencias anatómicas entre los homínidos fósiles en un momento determinado de tiempo como variación interespecífica. En otras palabras, en un momento dado solo habría existido una sola especie de homínido, lo que haría del árbol filogenético de los homínidos una progresión lineal de especies a lo largo del tiempo, sucediendo cada una de ellas a otra anterior.

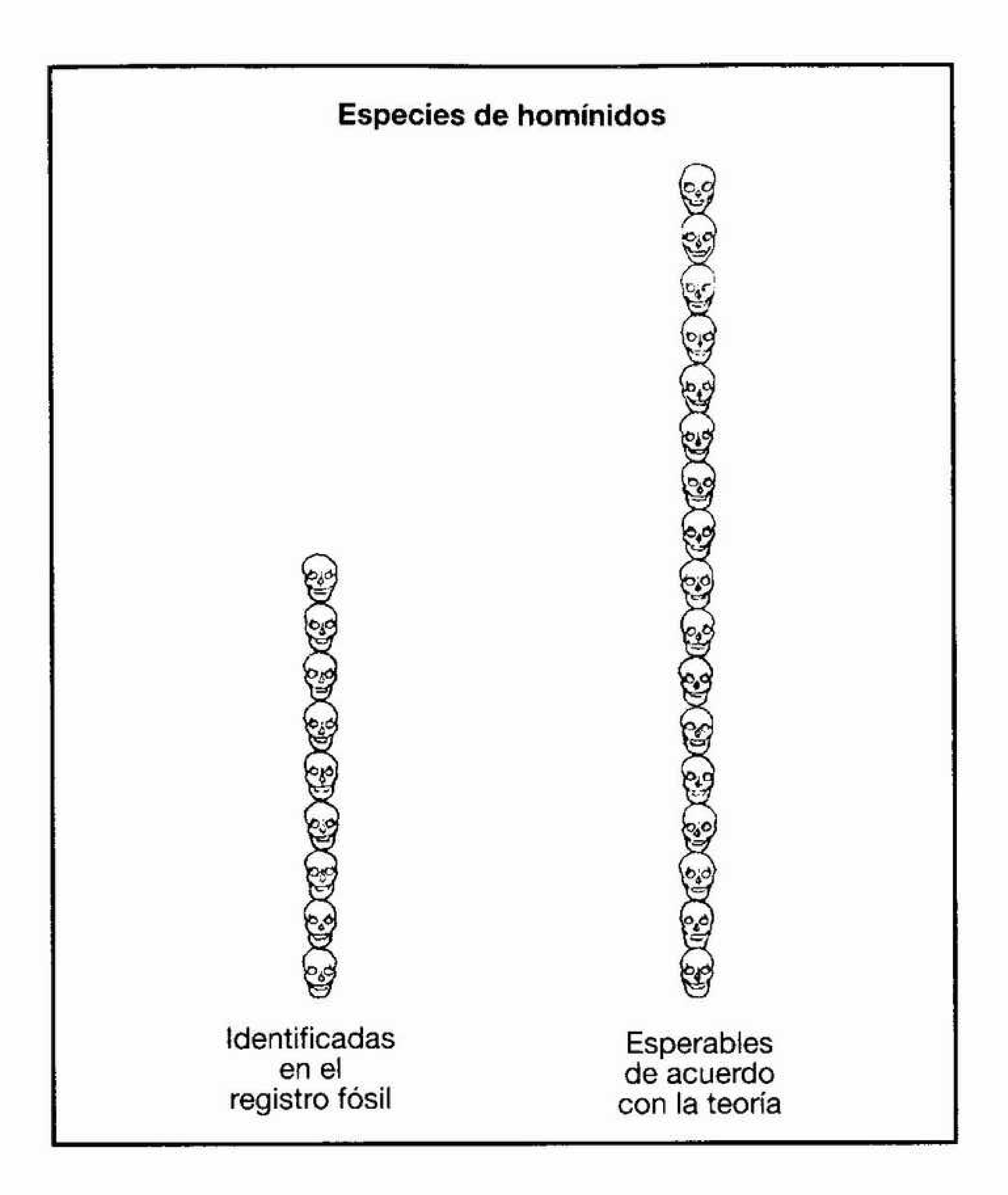
Si bien la hipótesis de una sola especie ya no se sigue considerando válida, persiste, de acuerdo con Tattersall, la tendencia a interpretar las diferencias anatómicas como variación interespecífica más que como variación entre especies distintas. Una razón estriba en el hecho de que, debido a la naturaleza del sistema, no existe ninguna guía práctica que permita conocer cuanta diferencia anatómica entre dos fósiles señala la existencia de dos especies separadas. «La razón para ello es que, de ordinario, no existe una relación directa, ni seguramente relación consistente alguna, entre especiación y cambio morfológico», dice Tattersall.

En otras palabras, en algunos casos una especie hija puede divergir de una especie parental, desarrollándose en el proceso muy



Posibles árboles filogenéticos. Típicamente el árbol filogenético de los homínidos era dibujado con un único tronco que se iniciaba 3 o 4 millones de años atrás. Sin embargo, a juzgar por las evidencias moleculares, el origen del linaje de los homínidos se sitúa más bien entre 5 y 8 millones de años atrás, de modo que debe darse forma a la parte del árbol con una antigüedad mayor a los 4 millones de años, ¿Será más bien un tronco único que se remonta hasta el inicio o es posible que hayan existido radiaciones más primitivas con respecto a las cuales los homínidos conocidos de entre 3 y 4 millones de años de antigüedad constituirían simplemente radiaciones recientes?

poca diferencia anatómica obvia, mientras que en otros casos se producirán considerables diferencias. A menos que tengamos los animales vivos delante y podamos observar su comportamiento es, a menudo, imposible, saber si pertenecen a una sola especie o a dos. Así las cosas, obviamente es mucho más sencillo subsumir las diferencias anatómicas bajo una variación interespecífica que no intentar argumentar la existencia de especies separadas. Y esto se ha convertido realmente en una tradición en antropología. El resultado, argumenta Tattersall, «es simplemente cerrar los ojos a las complejas realidades de la filogenia». En otras palabras, el verdadero árbol filogenético de la familia de los homínidos el único que realmente se ha producido en la historia evolutiva es casi con



¿Más homínidos fósiles? Cálculos teóricos basados en lo que se sabe acerca de otros primates indican que podría haber habido unas 16 especies de homínidos entre los 7,5 millones de años de antigüedad y el presente. Únicamente nueve (como máximo) han sido identificadas. ¿Se identificarán otras o, por el contrario, difieren los homínidos de otros primates por lo que respecta a sus pautas de especiación y extinción?

toda certeza más ramificado que el que dibujan de ordinario los antropólogos».

Aunque muchos antropólogos considerarían algo exagerada la posición de Tattersall, muchos están empezando a aceptar que la filogenia de los homínidos es ciertamente más compleja que la que usualmente se ha descrito. Algo que fue además enfatizado por la remeditación que provocó, en 1985, el descubrimiento de la calavera Negra, un australopitecino robusto que no pudo ser coloca-

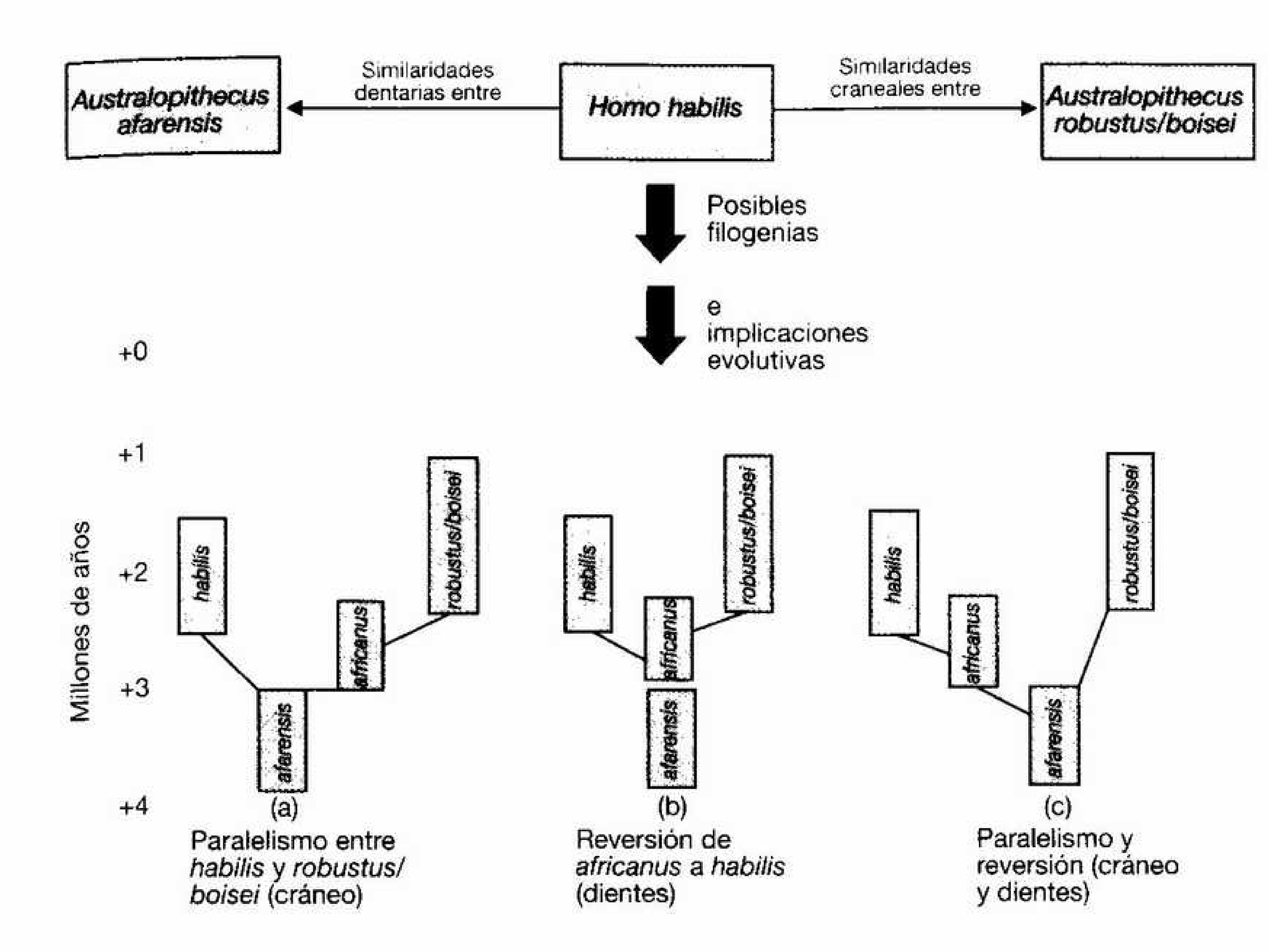
do de inmediato en los esquemas filogenéticos prevalecientes en aquel momento (capítulo XVIII).

Como ya hemos visto, el linaje homínido probablemente se originó entre 10 y 5 millones de años atrás y en este capítulo trataremos de su suerte evolutiva durante 1 millón de años.

El primer punto a destacar es que la especie más antigua conocida es *Australopithecus afarensis*, cuyos restos han sido datados entre 3,7 y 2,8 millones de años de antigüedad. Todas las demás especies conocidas de homínidos han sido datadas con menos de 3 millones de años. Por tanto, es ciertamente posible que *afarensis* sea el primer miembro del linaje homínido y que ninguna otra especie haya evolucionado hasta después de 3 millones de años atrás, aunque dadas las pautas evolutivas típicas de los grupos de mamíferos tal cosa parece improbable. La pauta evolutiva típica es que una vez establecido un nuevo linaje sea seguido de forma bastante rápida por una radiación de especies; en otras palabras, el grupo clado se ramifica desde el comienzo, no a la mitad de su recorrido.

En consecuencia sigue planteada la duda acerca de si *A. afarensis* constituye o no el ápice del arbusto de los homínidos, así como con respecto a si otras especies se han extinguido. Por el momento, sin embargo, el tema debe quedar sujeto a la especulación. Además, el hueco en el registro fósil que existe entre los 3,7 y los 5 a 8 millones de años será difícil de llenar debido a que buena parte de la anatomía —especialmente la anatomía dental y craneal— de las primeras especies de homínidos serán difíciles de distinguir de la de los primeros antecesores de los modernos simios africanos. Los homínidos serán, sin embargo bípedos, lo que es la característica distintiva del clado.

Una revisión de los libros y artículos de antropología física recientemente publicados revela una más bien diversa colección de propuestas de filogenias de los homínidos. Esta diversidad de opiniones profesionales es instructiva, pues confirma que «la filogenia de los homínidos está lejos de estar resuelta», tal como dos estudiosos británicos han señalado recientemente. Existe sin embargo un amplio acuerdo, aunque no universal, acerca de que todas las especies conocidas de homínidos a partir de los 3 millones de años de antigüedad, remontan sus orígenes en el pasado, en *A.*



Paralelismo y otras complejidades en la historia de los homínidos. Los árboles filogenéticos implican a menudo complejidades evolutivas y la historia de los homínidos no es una excepción. Las semejanzas anatómicas existentes entre los homínidos primitivos significan que cualquier filogenia propuesta implica paralelismo (a), reversión (b) o ambas cosas a la vez (c).

afarensis, la más antigua de todas las especies conocidas de homínidos. En otras palabras, la gran mayoría de antropólogos consideran *A. afarensis* como la cepa de la que han derivado todos los homínidos posteriores, mientras que los debates actuales se centran en el curso exacto de tales derivaciones.

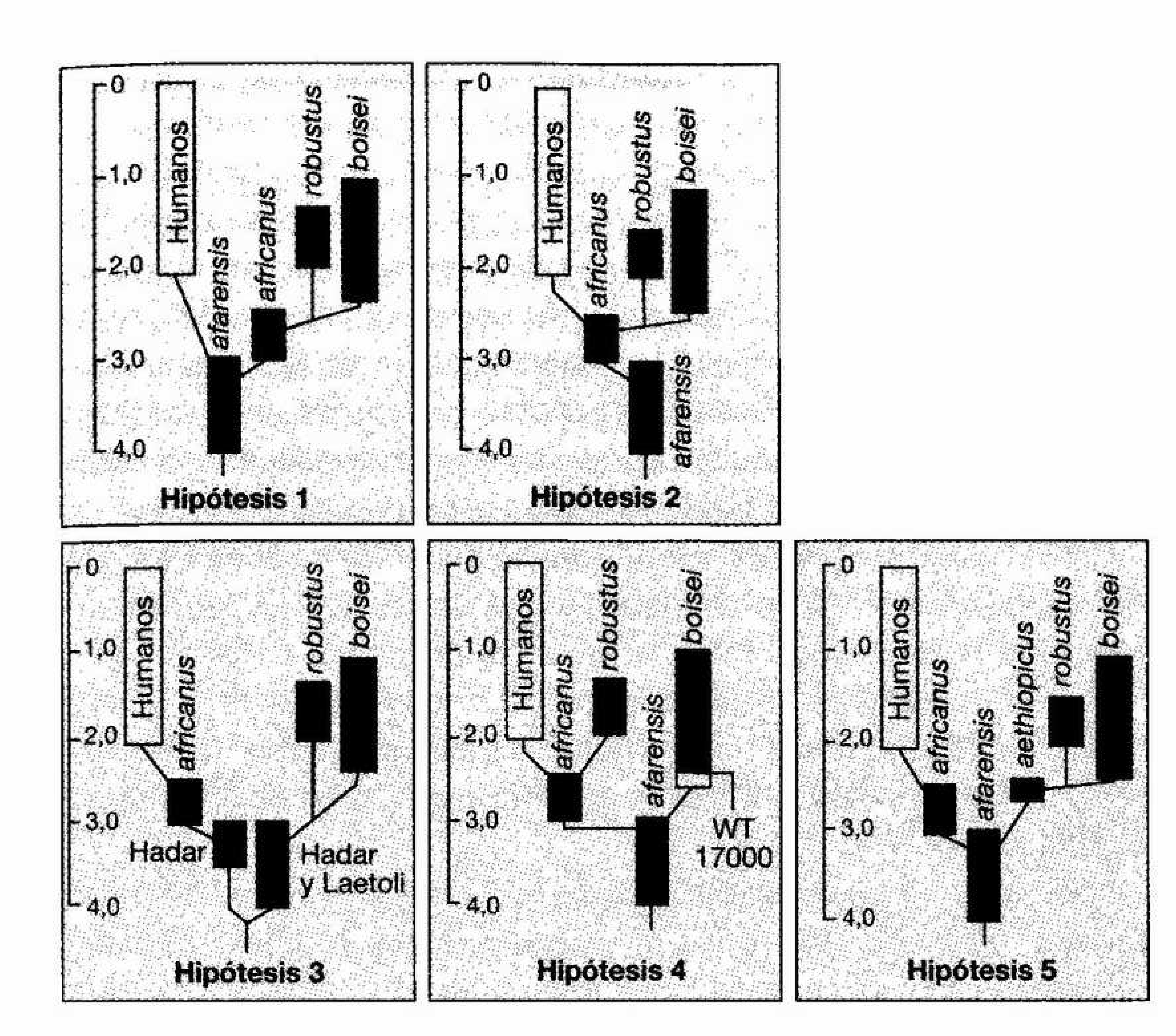
Este amplio consenso es reciente, resultado de un extensivo análisis de los propios materiales existentes de *A. afarensis* así como de algunos descubrimientos subsecuentes de otros fósiles. Cuando a finales de 1970 Donald Johanson y Timothy White describieron por primera vez los *A. afarensis* fósiles y propusieron que la especie debía ser considerada como el último antepasado común a todos los demás homínidos, su propuesta no fue tan ampliamente aceptada. Muchos investigadores consideraron que el grado de variación anatómica y corporal entre los fósiles de Hadar y de Laetoli indicaba la presencia de dos especies y no de una sola.

De acuerdo con esta interpretación alternativa, la más pequeña de las dos especies sería un *Australopithecus* primitivo, antecesor de los australopitecinos posteriores, grácil y robusto, mientras que de la segunda especie se dijo que era un *Homo* primitivo, precursor de *Homo habilis;* un antepasado común a *Homo* y a *Australopithecus* debería buscarse en una época anterior a *A. afarensis*, con una antigüedad de 3,7 millones de años. El más destacado entre los estudiosos que propusieron este argumento era Richard Leakey, quién lo sigue considerando una posibilidad.

A medida que los antropólogos han ido persuadiéndose del argumento central de la hipótesis de Johanson y White —todos los homínidos posteriores derivan de alguna manera de *A. afarensis*— el debate sobre la filogenia de los homínidos se ha ido centrando en dos cuestiones clave: el origen del linaje *Homo* y el origen de los australopitecinos robustos.

Una clara tendencia acaecida a lo largo del tiempo en el linaje de los homínidos fue el incremento de tamaño de las muelas y la reducción del tamaño de los dientes frontales, en particular el de los caninos; algo que queda ejemplificado en la serie que va de *A. afarensis* a *A. africanus* y de este a *A. robustus/boisei.* Tal como hemos señalado en el capítulo XVIII dicha tendencia parece estar relacionada con un incremento de la actividad de molido como forma de procesado del alimento. Sin embargo, cuando se añade *Homo habilis* a la serie, la tendencia se trunca; aunque esta especie va después, en el tiempo, que *A. africanus*, el énfasis en el molido parece haberse invertido. En este sentido *Homo habilis* se parece más a *A. afarensis* que a *A. africanus*, una comparación que debe ser explicada por las filogenias propuestas. Existen dos propuestas filogenéticas principales; ambas tienen algunas dificultades.

La primera propuesta considera *A. afarensis* como el antepasado directo de *Homo* por un lado y de *A. africanus* por otro, el cual sería entonces el antepasado de los australopitecinos robustos (hipótesis 1 del diagrama). En este modelo las semejanzas dentarias entre *A. afarensis* y *Homo habilis* son explicadas de manera sencilla: el último es descendiente directo del primero y por tanto conserva numerosas semejanzas anatómicas. Sin embargo *Homo habilis* también comparte algunos rasgos anatómicos con los australopitecinos robustos, particularmente en el cráneo. Si *Homo*



Una selva de árboles homínidos. Durante la última década han sido propuestos una variedad de árboles filogenéticos de los homínidos, aunque el descubrimiento de la calavera Negra ha constituido un fuerte impacto para el pensamiento establecido. En la ilustración se muestra una selección de los árboles propuestos; algunos han sido abandonados por sus autores o han quedado desfasados (hipótesis uno), mientras que los dos últimos —hipótesis cuatro y cinco— son en la actualidad las más aceptadas. La hipótesis 4 muestra la calavera Negra como parte de un *Australopithecus boisei*, y con *A. africanus* dando lugar a *A. robustus* y a *Homo* vía un intermediario no especificado. La hipótesis 5 muestra la calavera Negra como una especie separada, *A. aethiopicus*, que sería una especie hermana, y quizá antecesora, de los otros australopitecinos robustos. *Australopithecus africanus* se presenta como antecesor de *Homo.* De ambas hipótesis, la cinco es la más aceptada en la actualidad.

habilis es en realidad un descendiente directo de *A. afarensis*, del cual se ha separado antes que el linaje *A. africanus/A. robustus* haya empezado a desarrollarse, entonces los rasgos craneales comunes entre *Homo habilis* y los australopitecinos robustos deben haberse desarrollado en ellos de forma independiente y paralela.

La segunda propuesta considera *A. africanus* como el último antecesor común entre *Homo* y los australopitecinos, habiendo *A. africanus* derivado directamente de *A. afarensis (hipótesis 2).* En este caso las semejanzas entre *Homo habilis* y los australopitecinos robustos son fáciles de explicar en base a su común herencia vía *A. africanus*. Sin embargo, las características dentarias compartidas por *Homo habilis* y *A. afarensis* han de ser explicadas como una inversión en la dirección evolutiva previamente establecida en el linaje homínido: si *Homo habilis* deriva de *A. africanus* su aparato dentario debió de reducirse en tamaño.

Si alguna de estas dos propuestas es correcta —queda otra posibilidad todavía: que *Homo habilis* descienda de una especie no identificada todavía— entonces es inevitable un paralelismo o una reversión evolutivas. Aunque se sabe que ambos procesos tienen lugar en el transcurso de la evolución, representan casos particulares y su incorporación a una propuesta explicativa la debilita en alguna forma.

Si bien la propuesta dos —con *A. africanus* como último antecesor común— fue popular durante algunos años, ha sido recientemente sobrepasada por los acontecimientos, de manera especial por el descubrimiento en 1985 de una inesperada combinación de rasgos anatómicos en un australopitecino robusto de 2,5 millones de años de antigüedad —la calavera Negra de Koobi Fora, en Kenya (véase el capítulo XVIII).

Parte de la estructura de la propuesta dos significa una progresión continuada en el tiempo de la robustez dental de los australopitecinos, desde *A. africanus* a *A. robustus* y a *A: boisei*. Sin embargo, el descubrimiento de la calavera Negra echó a rodar la idea de una progresión simple ya que si bien se halla muy próxima en el tiempo al inicio del linaje, es ya extremadamente robusta, al tiempo que este nuevo fósil presentaba fuertes semejanzas con la parte posterior del cráneo de *A. afarensis*. Es por tanto razonable suponer que el nuevo fósil, que algunas personas denominan *A. aethiopicus,* evolucionó directamente a partir de *A. afarensis*, siendo por tanto antecesor de las demás especies de australopitecinos robustos (hipótesis cinco). Inevitablemente este planteamiento coloca a un lado a *A. africanus* que podría seguir siendo considerado como el más probable antecesor de *Homo habilis* pero ya no

como el antepasado de los australopitecinos robustos. Un tipo de filogenia de estas características es la que goza, en la actualidad, de mayor predicamento.

Debe recordarse sin embargo que aunque la discusión se centra en parte en el origen de *Homo habilis* como una rama principal de la filogenia de los homínidos, diversos estudiosos creen que existieron por lo menos dos especies contemporáneas de *Homo* entre 2,5 y 1,6 millones de años atrás. Si se produce una coincidencia acerca de este punto, entonces las filogenias de los homínidos que verán la luz empezarán a ser más ramificadas, como preludio, probablemente, del reconocimiento de una mayor complejidad.

XXI. LAS PRIMERAS TECNOLOGÍAS DE CONSTRUCCIÓN DE HERRAMIENTAS

Modo I

El antropólogo británico Kenneth Oakley definió una vez al hombre con la frase, «El hombre, el fabricante de herramientas». De hecho los hombres no son los únicos animales que utilizan herramientas; algunas aves, la nutria de mar y los chimpancés lo hacen regularmente. Sin embargo los humanos son los únicos animales que se han hecho dependientes de los frutos de la tecnología, algo que incluye a los más primitivos pueblos recolectores.

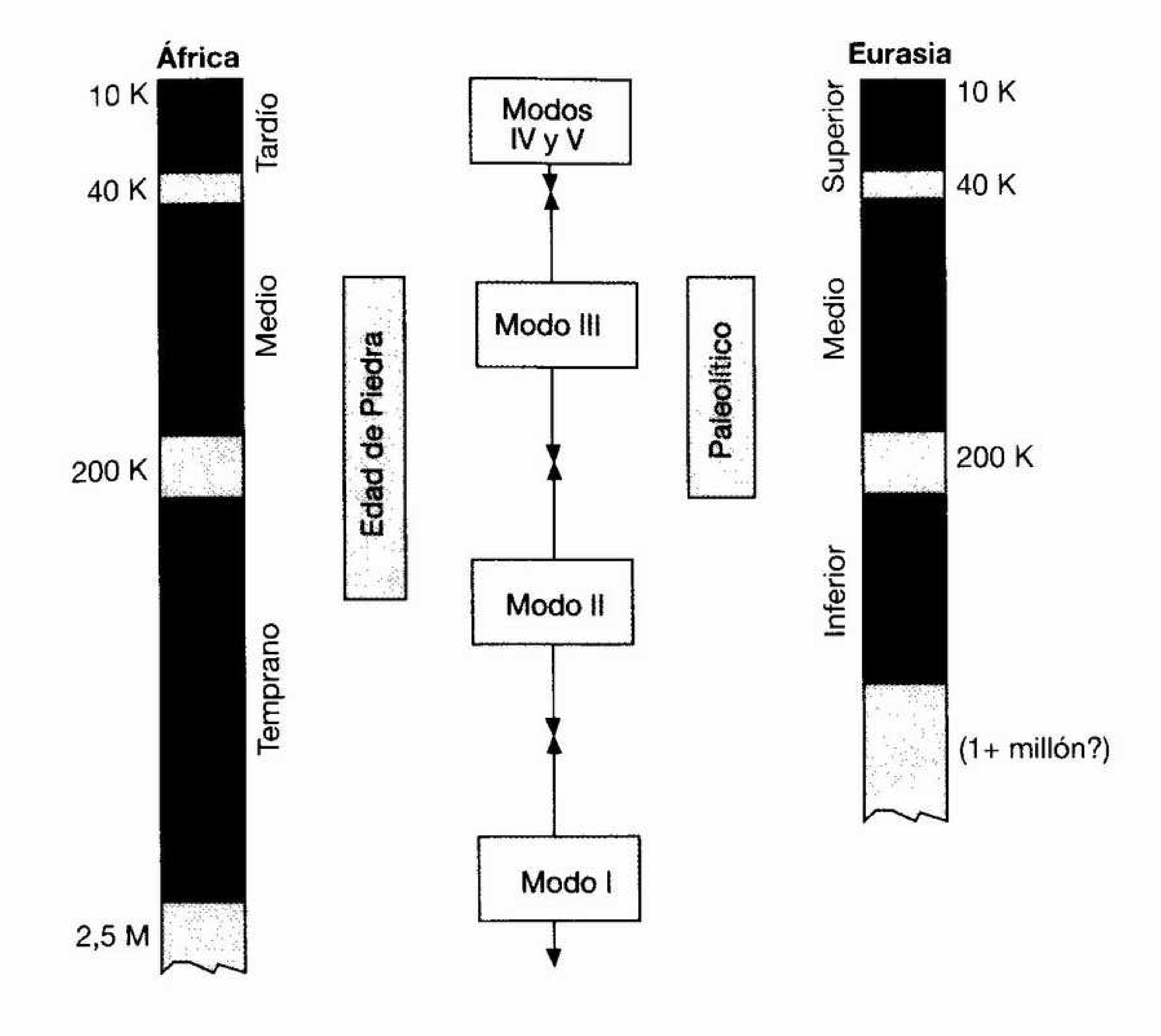
Muchos tipos de materiales pueden ser utilizados como herramientas, entre ellos piedra, madera, hueso y cuerno, corteza y hojas. A causa de los caprichos de la conservación solo los instrumentos hechos de piedra tienen la probabilidad de figurar entre los logros más antiguos del registro arqueológico. Sesgo arqueológico aparte, los artefactos de piedra pueden ser extremadamente útiles en las estrategias de subsistencia simples, tanto por las múltiples funciones que pueden desempeñar (como cortar, raspar o golpear) como para hacer otras herramientas (como palos para cavar o lanzas). De modo que un registro de las tecnologías de herramientas de piedra de los primeros grupos humanos proporciona una importante, aunque incompleta, visión de sus actividades de subsistencia. En cualquier caso los artefactos de piedra constituyen toda la evidencia que los arqueólogos poseen sobre la vida tecnológica de nuestros más recientes antepasados.

Algunos útiles han sido recogidos por amateurs y profesionales durante siglos y estudiados como evidencia de sociedades más antiguas. Su estudio, sin embargo, a menudo se ha centrado en

dichos implementos como fenómeno por ellos mismos, poniendo un gran énfasis en la clasificación de tipos. En la actualidad existe un fuerte interés por el estudio de tales útiles en el contexto de la subsistencia de los primeros homínidos. Además de esforzarse por comprender la función de cada tipo individual de útil, los arqueólogos los utilizan para responder a los siguientes tipos de preguntas: ¿Qué espectro tenía la dieta? y, más específicamente ¿Qué importancia tenía la caza como actividad de subsistencia? ¿El contexto social de la actividad de subsistencia incluía un «campamento» como ocurre en los modernos pueblos recolectores? ¿Cómo explotaban los homínidos el territorio, y cuán grande era éste? La arqueología experimental, practicada antaño solo por unos pocos expertos y de forma limitada ha vuelto a ser una importante técnica de investigación, en la que los investigadores fabrican y usan implementos de piedra con el fin de comprender las primeras tecnologías de fabricación de herramientas.

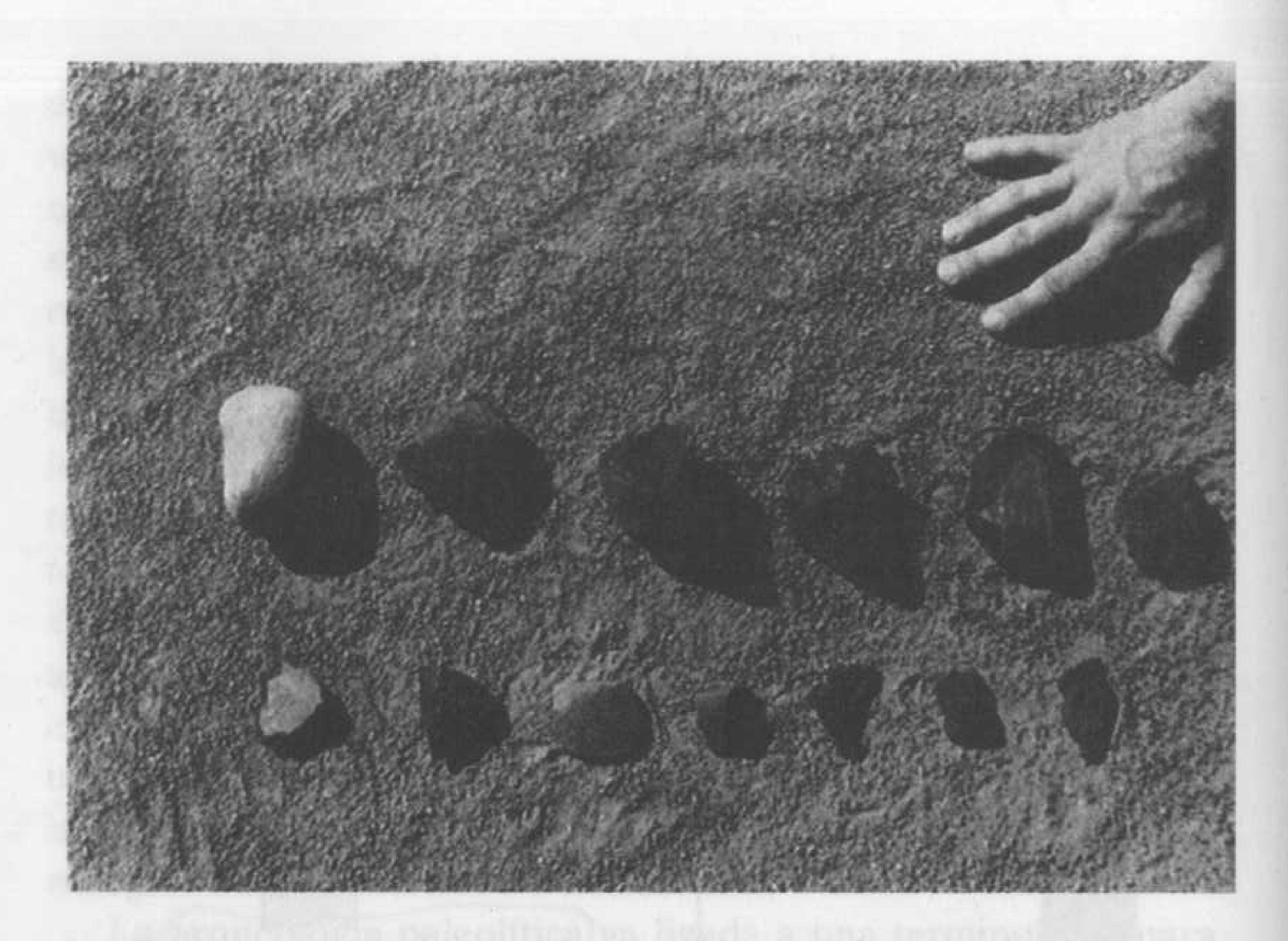
La arqueología paleolítica va ligada a una terminología para designar períodos e industrias individuales que puede, a veces, dar lugar a confusiones. En África, por ejemplo, los principales períodos culturales se conocen como Edad de Piedra Temprana, Media y Tardía que designan los períodos de tiempo comprendidos entre 2,5 millones de años y 200.000 años atrás, de 200.000 a 40.000 años y desde 40.000 a 10.000 años atrás, respectivamente. Los mismos períodos culturales reciben asimismo el nombre de Paleolítico Inferior, Medio y Superior, términos que pueden ser empleados en el Norte de África y (cuando existan temporalmente) en Eurasia (La terminología subsiguiente es bastante más complicada, ya que los términos Modo I, Modo II, Modo III y Modo IV se usa para designar las industrias basadas en raspadores, núcleos bifaciales preparados y cuchillos propias del Paleolítico Inferior, Medio y Superior. En este capítulo nos centraremos en la primera parte de la Edad de Piedra Temprana (o Paloelítico Inferior) desde 2,5 millones de años a 1,5 millones de años atrás.

Las más antiguas herramientas de piedra conocidas en el registro arqueológico están datadas de unos 2,5 millones de años de antigüedad y proceden de yacimientos del valle inferior del Omo, en Etiopía, la región de Hadar en Etiopía y la orilla occidental del lago Turkana, en Kenya. Los artefactos del valle inferior del Omo



Períodos culturales. Por razones históricas han sido utilizados dos conjuntos terminológicos para describir la progresión de los períodos culturales en la prehistoria humana, que empieza con las primeras tecnologías y acaba en el Neolítico. Uno es el de Paleolítico, dividido en Inferior, Medio y Superior; el otro es Edad de Piedra (Antigua), dividida en Temprana, Media y Tardía. La utilización del término Edad de Piedra está limitada de ordinario a las secuencias africanas, mientras que Paleolítico es utilizado a veces en África, particularmente en el Norte de África y (cuando ello es temporalmente adecuado) en Eurasia. Los términos Modo I, Modo II, Modo III, Modo IV y Modo V se refieren a los raspadores, cortadores bifaciales, núcleos preparados, cuchillos y tecnologías líticas predominantes durante dichos períodos.

no son típicos, en el sentido de que se trata de pequeños guijarros de cuarzo que fueron hechos pedazos para obtener fragmentos de bordes cortantes. Más típicamente las herramientas de este período de 2,5 millones a 1,5 millones de años de antigüedad fueron hechas a partir de guijarros de lava y constituyen una variedad de las denominadas herramientas núcleo y lascas afiladas. Genéri-



Ejemplos representativos de utensilios olduvenses. Arriba piedra martillo, canto tallado unifacial, canto tallado bifacial, poliedro, raedera, núcleo y discoide bifacial; abajo, raspador en lasca y seis lascas. Un verdadero conjunto de útiles en el yacimiento incluiría fundamentalmente lascas (Por cortesía de Nicholas Toth).

camente dicha tecnología recibe el nombre de olduvense, de la garganta de Olduvai, en Tanzania. (Dicha garganta se denominó antiguamente Garganta de Oldoway, de donde procede la derivación del término tecnológico*).

La tecnología, que es de Modo I, fue definida a partir de conjuntos de útiles encontrados en la Capa I y en la zona inferior de la Capa II de la garganta de Olduvai (con una antigüedad de 1,9 a 1,6 millones de años), a partir de un largo y meticuloso trabajo de Mary Leakey, cuyos resultados fueron publicados en forma de monografía en 1971. Dichos artefactos pueden agruparse en cuatro categorías: manuportes, o pedazos de roca llevados hasta un yacimiento pero no modificados; martillos de piedra, que eran piedras utilizadas para desprender lascas de los núcleos; formas nucleares, que incluyen una diversidad de tipos como raedores, hachetas, discoides y poliedros, y lascas, pequeños fragmentos de cantos agudos producidos por los núcleos martillo. Esta, aproximadamente, media docena de tipos de herramientas que pueden ser descritas en un típico conjunto olduvense, no constituyen categorías cerradas, tal como si hubieran sido producidas por un artesano con patrones mentales diferentes para diversos implementos específicos. Las distintas formas fluyen tipológicamente hablando, de una a otra, existiendo en ellas un cierto aire de producción oportunista, algo que contrasta con el registro arqueológico posterior donde el control sobre la producción de tipos específicos de herramientas fue evidente.

* *Oldowan,* en inglés.

Con frecuencia los nombres aplicados a las distintas formas nucleares implican función como en el caso de raedores y hachetas. Las lascas separadas de los núcleos habían sido consideradas como algo tangencial, aunque sin embargo podrían haber resultado útiles, en algunas ocasiones, como cuchillos. Sin embargo, a principios de los años sesenta, una serie de estudios experimentales llevados a cabo por el arqueólogo de la Universidad de Indiana, Nicholas Toth llevaron a la conclusión que las herramientas reales de las colecciones olduvenses eran las lascas, y que las formas nucleares eran subproductos de la fabricación de lascas. Toth descubrió que la obtención, sin dirección predeterminada, de lascas a partir de cantos de distintos tamaños llevaba automáticamente a formas nucleares específicas. Por ejemplo, un guijarro prismático se convertía en un rascador unifacial al desprenderle un par de lascas; la separación de más lascas daba lugar a un raspador bifacial mientras que una ulterior separación de lascas conducía a un poliedro. Un guijarro hemisférico es todavía más variado en sus transformaciones potenciales y puede dar lugar a un raedor además de un canto tallado bifacial, un canto tallado unifacial y discoides.

En su estudio de distintos yacimientos arqueológicos de la orilla oriental del lago Turkana, en el norte de Kenya, Toth encontró que los yacimientos próximos al antiguo margen lacustre disponían, como materia prima, de guijarros de lava relativamente pequeños, mientras que aquellos más próximos al margen de la cuenca lacustre, más próximo a la fuente de materiales volcánicos,

podían escoger cantos mayores. Toth demostró, rompiendo algunas de aquellas piedras de forma experimental, que el número de tipos de núcleos producidos aumenta con el aumento del tamaño del material inicial y, en consecuencia, concluyó: «Buena parte de la gama de variación observada en las formas nucleares puede ser debida, en una gran proporción, a la variación del tamaño de las materias primas disponibles».

Toth no sugiere que las formas nucleares nunca fueran utilizadas como herramientas sino más bien que no fueron fabricadas específicamente como raedores o hachetas. Utilizando de forma experimental herramientas de piedra para desollar, Toth encontró que el útil más eficaz para tajar el cuero, al igual que para desmembrar o descarnar, era la pequeña lasca. Sin embargo, para raspar la carne residual seca de un cadáver era mejor un artilugio



Serie completa de artefactos de un pequeño yacimiento de la orilla este del lago Turkana. La colección muestra que la mayoría de las piezas, como en casi todos los yacimientos, son lascas pequeñas y afiladas. (Por cortesía de Glynn Isaac.)

pesado, como una lasca mayor o un núcleo de bordes agudos, tal como un raspador, mientras que un núcleo pesado de guijarro sin modificar resultaba eficaz para romper el hueso y acceder a la médula o al cerebro. La manufactura de instrumentos para excavar fue conseguida por medio de una gama de utensilios, empezando por un raspador de bordes agudos para cortar una rama de árbol adecuada, una lasca o un raspador en lasca para dar forma a la punta y una superficie pétrea rugosa para afilarla. Lascas y raspadores resultaron efectivas para separar la grasa del cuero. Las nueces pueden ser hendidas fácilmente con un martillo de piedra sin modificar y un yunque. Toth observó también que los cuernos de antílope y los huesos rotos de grandes animales pueden ser eficaces como implementos excavadores.

Es difícil obtener pruebas directas del uso que una herramienta antigua haya podido tener debido a que el carácter tosco de las lascas de lava no permite retener señales claras de los materiales con los que estuvo en contacto. A pesar de ello, Lawrence Keeley, de la Universidad de Illinois, examinó 54 lascas procedentes de un yacimiento, de 1,5 millones de años de antigüedad, de Koobi Fora y encontró evidencias de marcas de uso en nueve de ellas. Cuatro habían sido usadas para despiezar carne, tres sobre madera y dos con vegetación blanda.

Esta y otras actividades dan idea de la variedad de actividades de subsistencia que la adopción de sencillas tecnologías de confección de herramientas de piedra hizo posible. La pequeña y aguda lasca constituye, no obstante claramente el útil más importante y representa una revolución tecnológica y económica. Es una revolución económica porque permitió a los homínidos cortar el cuero y acceder a la carne; la lasca abre, literalmente, las puertas de un nuevo mundo de subsistencia: cantidades potencialmente significativas de carne. Por su parte la utilización de palos para excavar les permitió un acceso más eficaz a los recursos alimentarios presentes, como los tubérculos, en el subsuelo. Ensanchando de esta forma su dieta, los homínidos fueron enriqueciéndose a base de introducir una estabilidad potencial en su fuente de energía, algo importante para la posterior expansión del cerebro (capítulo XXVIII).

La revolución tecnológica lo fue en la destreza para producir

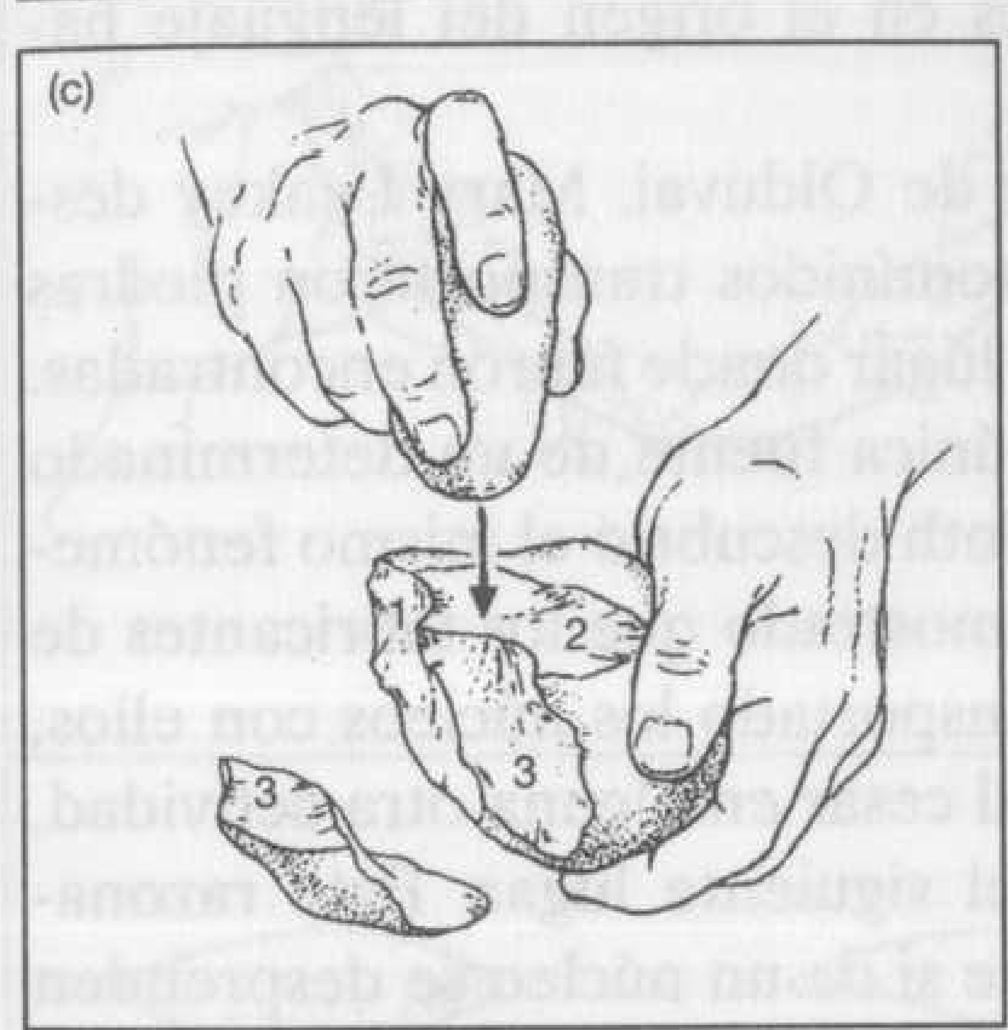
lascas. Aunque la industria olduvense es más bien ruda, la producción regular de lascas muestra que no se trata de algo aleatorio. Un artesano de la piedra que desee producir lascas de forma habitual debe tener en cuenta tres condiciones. En primer lugar, el núcleo debe tener un margen agudo, de menos de 90 grados, cerca del cual el martillo pueda golpear. Segundo, el núcleo debe ser percutido con un golpe oblicuo a 1 cm aproximadamente de su margen agudo. Y, tercero, el golpe debe ser dirigido hacia una zona maciza, como un vientre o un resalte. Examinando la composición de los núcleos y lascas de los yacimientos arqueológicos, Toth pudo inferir que los fabricantes de herramientas de entre 2,5 y 1,5 millones de años atrás eran diestros maestros en el arte de romper la piedra.

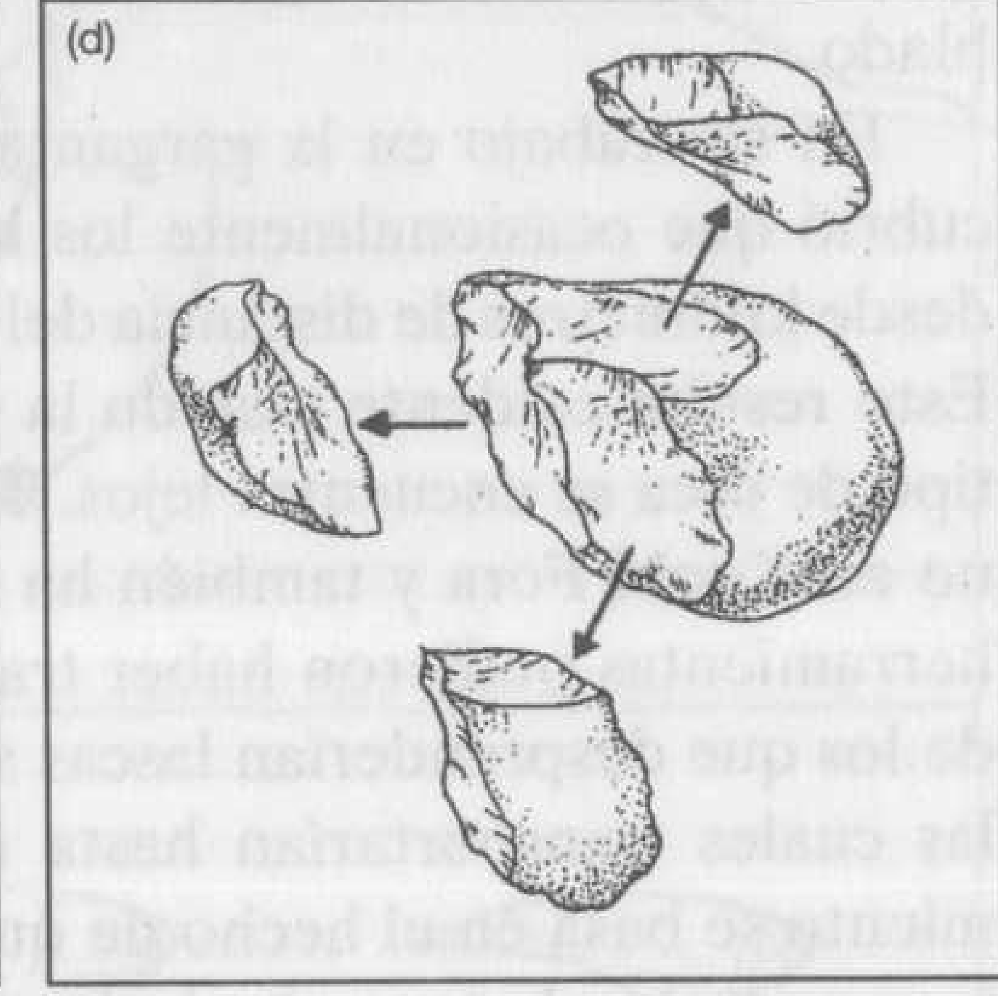
Estudios comparativos similares muestran que los antiguos fabricantes de herramientas utilizaron exclusivamente la técnica de percusión para obtener lascas. Esto implica coger el núcleo con una mano y golpear con un movimiento oblicuo con el martillo sostenido con la otra mano. Toth demostró que de las tres posibles técnicas para producir lascas —la percusión, el yunque (golpear el núcleo sobre un yunque inmóvil) y la bipolar (golpear con un martillo el núcleo mientras está inmóvil sobre un yunque), la percusión era la más eficaz. Otra vez los antiguos fabricantes de herramientas mostraban su destreza, como también lo hicieron desechando los guijarros defectuosos, que generan lascas de forma impredecible.

Sin embargo, quizá el aspecto más remarcable que se desprende de estos estudios sea el de que los fabricantes de herramientas primitivos eran diestros declarados, como lo son la mayoría de los hombres modernos. La clave para afirmarlo procede de la configuración de las lascas obtenidas de forma unifacial a partir de un mismo núcleo. Una persona diestra sostiene el núcleo con su mano izquierda, y lo va girando, en el sentido de las agujas del reloj, a medida que las lascas van siendo desprendidas. Estas lascas tendrán su superficie de córtex en sus márgenes derechos, mientras que en el caso de una persona zurda sucede a la inversa. Como quiera que partir piedras es un asunto *ad hoc*, una persona diestra no generará exclusivamente lascas «diestras» sino que simplemente tenderá a ello. Toth, diestro, recogió los restos de su









Percusión con martillo. Los primitivos fabricantes de herramientas adquirieron la habilidad de producir lascas con la mayor eficiencia. El núcleo debe presentar un ángulo agudo (menos de 90 grados). El martillo de piedra debe ser percutido de forma oblicua y el golpe debe dirigirse a una zona maciza, un vientre o un resalte, por ejemplo. En la ilustración se ha obtenido una serie de tres lascas, habiéndose girado el núcleo después de desprender cada una de ellas, de lo que resulta una forma conocida como canto tallado bifacial. Con toda probabilidad las lascas fueron el principal producto de los fabricantes de herramientas. (Por cortesía de Nicholas Toth.)

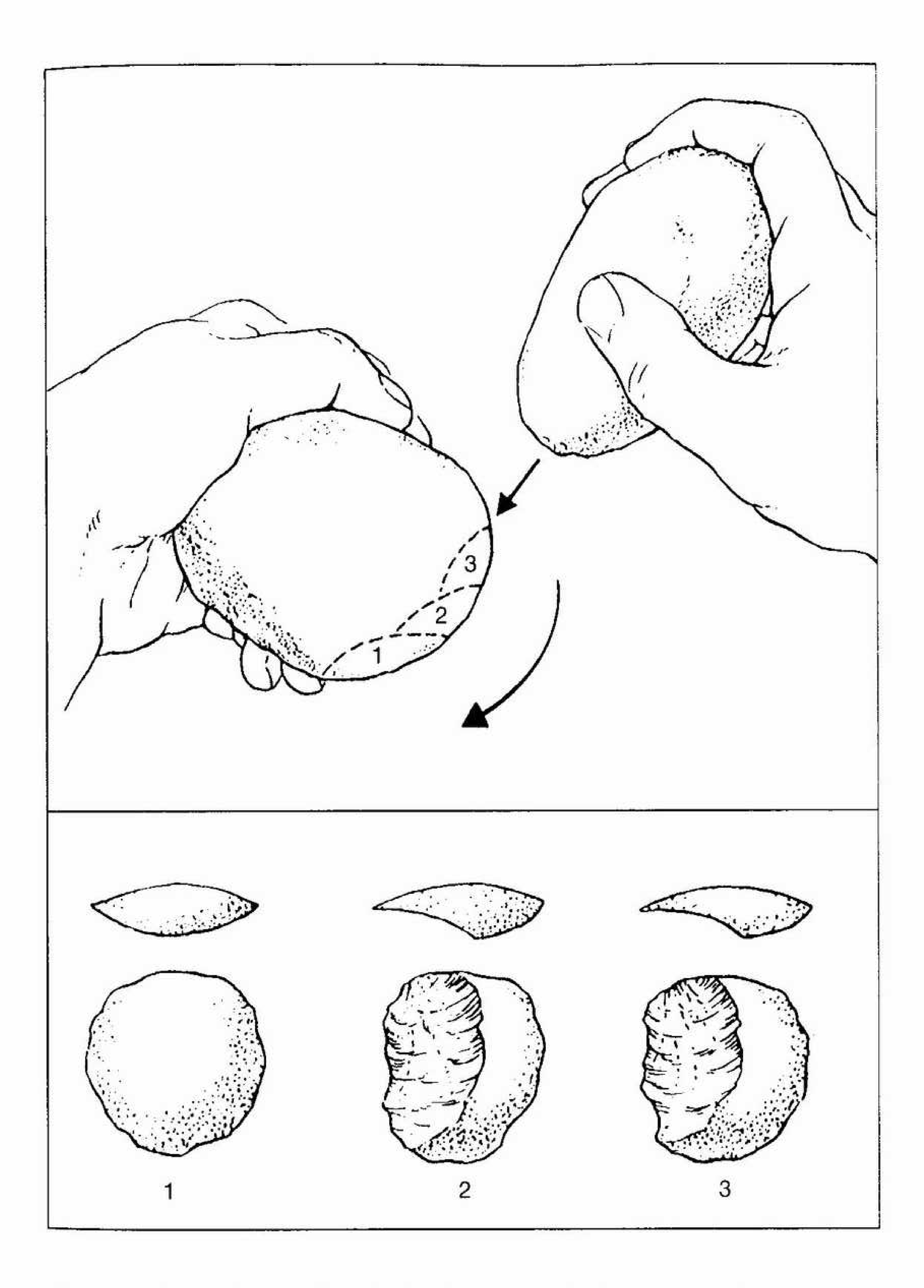
propio trabajo y contó un 44 a 56 por ciento de tendencia diestra. Un contaje similar para siete yacimientos de Koobi Fora desprendiéndose un sesgo hacia el uso de la mano derecha de un 43 a 57 por ciento.

En las poblaciones modernas, el 90 por ciento de los individuos

son diestros, y lo mismo puede haber sido cierto entre los primeros fabricantes de herramientas. Esto es significativo por cuanto los hombres son los únicos que presentan esta tendencia poblacional hacia la lateralidad. Los individuos de otras especies pueden tener preferencias de lateralidad, pero en ninguna especie se da esta tendencia de la población. En los humanos la preferencia de mano está asociada con la lateralización cerebral, estando las destrezas espaciales localizadas en el hemisferio derecho, y las destrezas secuenciales, el lenguaje entre ellas, principalmente en el izquierdo. Puede que la lateralización cerebral ya estuviera desarrollada en los fabricantes de herramientas más primitivos, lo que tendría implicaciones potenciales en el origen del lenguaje hablado.

En su trabajo en la garganta de Olduvai, Mary Leakey descubrió que ocasionalmente los homínidos transportaron piedras desde kilómetros de distancia del lugar donde fueron encontradas. Esto resulta evidente cuando la única fuente de un determinado tipo de roca se encuentra lejos. Toth descubrió el mismo fenómeno en Koobi Fora y también ha mostrado que los fabricantes de herramientas pudieron haber transportado los núcleos con ellos, de los que desprenderían lascas al cesar en alguna otra actividad, las cuales transportarían hasta el siguiente lugar. Este razonamiento se basa en el hecho de que si de un núcleo se desprenden lascas en un solo lugar, las lascas producidas deberán incluir tanto las que tienen córtex como aquellas sin (de la cara interna del guijarro). En cambio si los homínidos empezaron su trabajo en un sitio para desplazarse luego a otro, en donde continuaron el proceso, la distribución de las lascas corticales y no corticales debería ser sesgada, y este segundo modelo es el que encontró, sugiriendo que los homínidos pudieron haber transportado los núcleos en recipientes sencillos.

En el período comprendido entre 2,5 y 1,5 millones de años atrás, al menos dos y probablemente cuatro especies de homínidos vivieron contemporáneamente (capítulo XX). Entonces, ¿conocemos la identidad de los fabricantes de las herramientas? ¿*Homo* o *Australopithecus*? ¿O ambos? Es cierto que a partir de cerca de 1 millón de años atrás, cuando solo existía *Homo*, la tecnología de las herramientas continuó, y en algunos casos muy parecida a la



Señales de un diestro. Un tallador de piedras diestro sostiene el núcleo en su mano izquierda y percute con el martillo de piedra que sostiene en su mano derecha. El martillo es girado, en el sentido de las agujas del reloj, después de cada golpe, originando lascas con córtex en sus márgenes derechos. Los conjuntos de herramientas de piedra hallados en los primeros yacimientos arqueológicos indican que fueron producidos por talladores diestros.

olduvense (capítulo XXIII). En consecuencia, el argumento de la parsimonia nos indicaría que aquella tecnología más primitiva fue también producida por *Homo*, y también es cierto que las evidencias más antiguas de fabricación de herramientas de piedra coinciden con la primera aparición de *Homo*, cerca de 2,5 millones de años atrás (capítulo XIX). La especie más antigua conocida de *Homo* es *Homo habilis*, que persistió hasta hace unos 1,8 millones de años, dando lugar a *Homo erectus* (capítulo XXII).

Randall Susman, de la State University de New York, en Stony Brooks, arguye, no obstante, que los australopitecinos robustos también tenían potencial manipulativo suficiente para fabricar herramientas y basa su suposición en la anatomía de los huesos de la mano hallados en los depósitos de la cueva de Swartkrans, en África del Sur. Estos depósitos, de los que se calcula una edad de cerca de 1,8 millones de años, también contienen herramientas de piedra y putativos palos para excavar. La anchura del pulgar y de los ápices de los dedos de los fósiles de Swartkrans indican un grado de vascularización y de inervación nerviosa concordante con un aumento de la destreza manipulativa. Las yemas de los dedos de los simios modernos y de *Australopithecus afarensis* eran estrechas; las de los hombres modernos, anchas.

Algo que complica la hipotética atribución de los huesos de los dedos de Swartkrans a especies de *Australopithecus* es el hecho de que en las mismas capas sedimentarias se han encontrado también fragmentos de *Homo* (presumiblemente *erectus*). Susman observa que los huesos craneales de homínidos hallados, un 95 por ciento de los cuales son de *Australopithecus*, sugieren una «posibilidad abrumadora» de que los huesos de la mano sean ciertamente de dicha especie. Susman también señala las diferencias que observa entre la morfología del pulgar del material de la mano de Swartkrans y la de un espécimen de *Homo erectus*, aunque muchos observadores argumentan que dicha evidencia es demasiado tenue como para poder sacar determinadas conclusiones. Por tanto, debe decirse que la identidad del fabricante de herramientas sigue sin ser probada.

Cerca de 1,6 millones de años atrás emergió una nueva industria olduvense, denominada por Mary Leakey, Olduvense Desarrollada, caracterizada por un porcentaje de hachetas más pequeñas (menos del 28 por ciento de todos las herramientas nucleares) y una mayor abundancia de esferoides, subesferoides y pequeños rascadores. Las herramientas bifaciales aparecen por vez primera en esta nueva industria, entre las cuales prototipos de hachas de mano y hendedores, instrumento este último que caracteriza a la industria acheulense (capítulo XXIV).

Como quiera que el olduvense fue definido en base a los conjuntos hallados en la Garganta de Olduvai de edades comprendidas entre 1,9 y 1,6 millones de años atrás, los conjuntos de artefactos procedentes de otros lugares han recibido en ocasiones otros nombres, aunque en conjunto sean muy semejantes. Un término más genérico usado para designar este tipo de conjuntos de artefactos es el de «cultura de guijarros o rascadores (pebble o chopping-tool culture)». Una cultura que continuó en África hasta hace menos de 0,5 millones de años y, en Asia Oriental, hasta, por lo menos, hace 200.000 años (capítulos XXIV y XXVII). En consecuencia las tecnologías más primitivas de los homínidos causan una muy fuerte impresión debido a su tremenda estabilidad y a la ausencia de innovación durante un tan vasto lapso de tiempo. Ausencia de innovación que resulta impensable para la moderna mente humana.

Los yacimientos arqueológicos bien datados más antiguos fuera de África tienen por lo general menos de 1 millón de años de antigüedad. Sin embargo, dos yacimientos tempranos, uno en Francia, el otro en Pakistán, han sido destacados. Los útiles encontrados en ambos casos son del tipo rascador y de los dos se ha dicho que tienen 2 millones de años de antigüedad, aunque considerables dudas rodean la validez de estos datos.

PRIMEROS PASOS ALLENDE ÁFRICA

XXII. *HOMO ERECTUS*

«Es algo ampliamente aceptado que poblaciones semejantes a *Homo erectus* fueron antepasados directos de los primeros miembros de la especie actual *Homo sapiens*, aunque sigue siendo objeto de controversia la temporización exacta, la geografía y el modo de transformación». Esta afirmación de Eric Delson del American Museum of Natural History, en Nueva York, pone de manifiesto algunos de los aspectos relevantes en torno a *Homo erectus*.

Descubierto por primera vez en 1891 por Eugene Dubois en Java Central, los fósiles de *Homo erectus* han sido encontrados desde entonces en África y en China. Dicha especie parece haberse originado en África hace 1,8 millones de años; algunas de sus poblaciones emigraron primera a Asia, y después, a Europa. La especie se extinguió hace algo menos de medio millón de años. Esta secuencia coloca *Homo erectus* entre *Homo habilis* y la primera aparición de *Homo sapiens* y, tal como señala Delton, es algo ampliamente asumido que forma parte de dicha cadena ancestral. Sin embargo, como veremos más adelante, en la actualidad esta suposición está siendo puesta en tela de juicio.

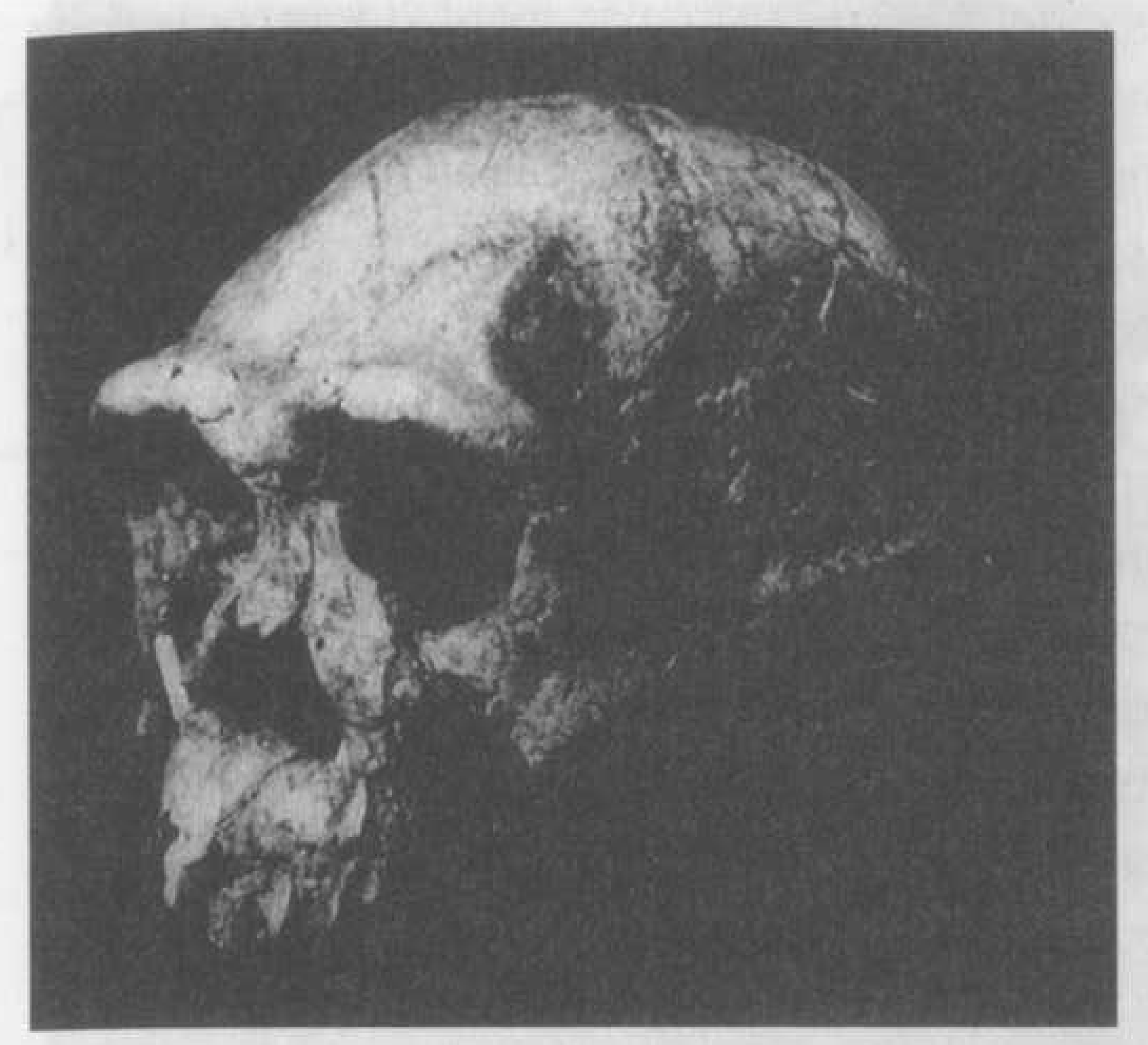
La época en la que poblaciones de *Homo erectus* emigraron por primera vez fuera de África sigue siendo incierta. El problema, como siempre, es la seguridad en la datación de los yacimientos fósiles. Muchos estudiosos sostienen que el movimiento poblacional tuvo lugar hace 1 millón de años, aunque prosigue el debate acerca de cuanto tiempo antes pudo haberse iniciado. Antigüedades de más de 1 millón de años han sido propuestas para el Sudeste Asiático, aunque no han sido confirmadas. Recientemente se ha descubierto una mandíbula inferior de *Homo erectus* en Georgia,

de la que se ha dicho que tenía 1,6 millones de años de antigüedad. Si este dato es correcto —existen considerables dudas al respecto— significaría que *Homo erectus* habría dejado África poco después de haber aparecido.

Durante el más del millón de años de existencia de *Homo erectus* se registraron un número importante de «primeras veces» en la prehistoria humana: la primera aparición de los homínidos fuera de África, la primera aparición de la caza sistemática, la primera aparición de cualquier cosa parecida a un «campamento», la primera fabricación sistemática de herramientas, la primera utilización del fuego y la primera indicación de la prolongación de la infancia. Evidentemente, *Homo erectus* fue capaz de llevar un tipo de vida más complejo y variado del que previamente había sido posible.

El tamaño cerebral se vio aumentado con respecto al de *Homo habilis*, oscilando entre 850 y 1100 cm³. También aumentó el tamaño corporal, alcanzando los machos cerca de 1,8 metros, y unos 1,55 metros las hembras. El propio cráneo es largo y bajo, algo aplastado en la frente y en la parte posterior y con un grosor de los huesos craneales mayor que en los primitivos homínidos. La cara es corta, aunque relativamente ancha y la apertura nasal se proyecta hacia adelante, lo que sugiere la aparición por primera vez de la típica nariz humana externa con las ventanas nasales dirigidas hacia abajo. Pronunciados arcos superciliares están presentes sobre las órbitas. El esqueleto postcraneal, que hasta hace poco tiempo no estaba muy bien representado en el registro fósil, es similar al de los modernos humanos, aunque es robusto y estaba, claramente, fuertemente musculado. Evidentemente los individuos de *Homo erectus* ejercitaron de ordinario una fuerte actividad física.

Los principales caracteres distintivos entre *Homo habilis* y *Homo erectus* incluyen el aumento del tamaño cerebral, la presencia de arcos superciliares, el acortamiento de la cara y la prominencia de la apertura nasal. La estructura de la nariz, de acuerdo con Erik Trinkaus, permitiría la condensación del vapor contenido en el aire exhalado, lo que habría sido beneficioso en una especie con una estrategia activa de subsistencia en hábitats cálidos y áridos como los ocupados por los primeros *Homo erectus*.



***Homo erectus*, KNMER 3733.** Datado con 1,6 millones de años de antigüedad este espécimen es el más completo y más antiguo que se conoce de su tipo. Nótense los prominentes arcos superciliares y el cráneo redondeado (con una capacidad de unos 850 cm³). (Por cortesía de Peter Kain y Richard Leakey.)

En 1985, Richard Leakey y sus colegas dieron a conocer el descubrimiento del esqueleto remarcablemente completo de un *Homo erectus* juvenil, de aproximadamente 10 años de edad, que revelaba algunos rasgos anatómicos sorprendentes. Por ejemplo, en las vértebras cervicales y torácicas el agujero a través del cual pasa la médula espinal es significativamente más pequeño que en los humanos modernos, lo que presumiblemente indicaría una menor demanda de circulación de señales nerviosas. Además, las protuberancias de todas las vértebras son más largas y no tan dirigidas hacia atrás como en los humanos modernos, algo cuyo significado es incierto.

El hueso de la cadera es inusual, en cuanto el cuello del fémur es relativamente largo mientras que la cabeza del mismo es grande. Esta combinación es una especie de mezcla de la anatomía de los humanos modernos y de la de los australopitecinos, por cuanto los humanos modernos tienen un cuello femoral corto unido a una cabeza grande mientras que en los australopitecinos el cuello es largo y la cabeza pequeña.

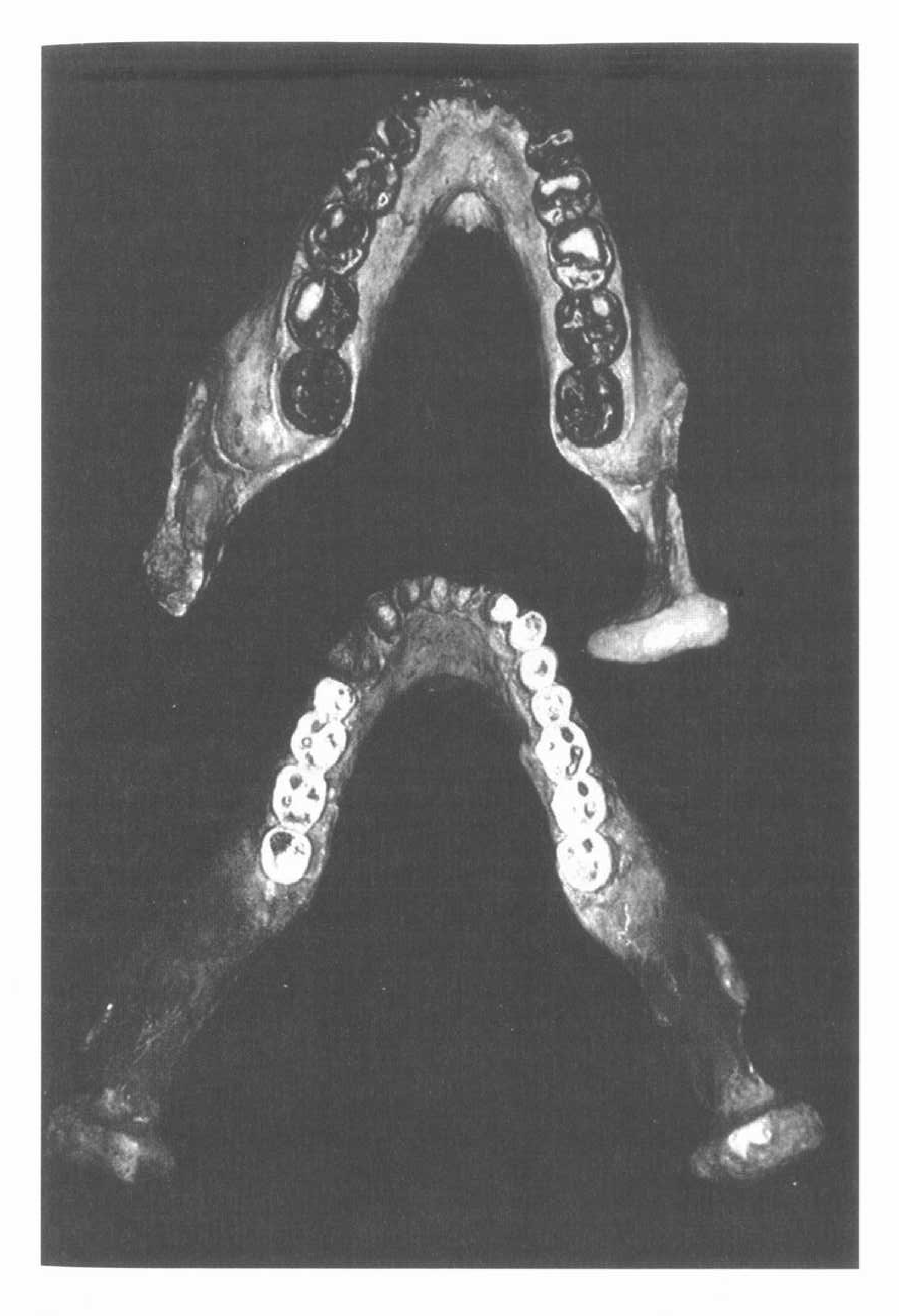
La propia pelvis indica que el canal natal era más pequeño que en los humanos modernos lo que implica que los niños nacidos de madres *Homo erectus* habrían necesitado continuar el ritmo del desarrollo fetal después del nacimiento. Alan Walker, de la Johns

Hopkins University, ha calculado el tamaño cerebral neonatal de los *Homo erectus* primitivos en unos 275 cm³ lo que significa que el desarrollo postnatal en *Homo erectus* seguiría más bien el modelo humano de triplicar el tamaño cerebral desde el nacimiento hasta la madurez antes que el modelo simio que implica un aumento hasta el doble del tamaño cerebral al nacer. Esta denominada condición altricial secundaria hace inevitable un aumento de la duración del período de cuidado de los pequeños, lo que pudo haber tenido importantes consecuencias sociales. Por ejemplo, el contexto social del crecimiento infantil podría haberse prolongado, ofreciendo en consecuencia una oportunidad para un mayor aprendizaje cultural.

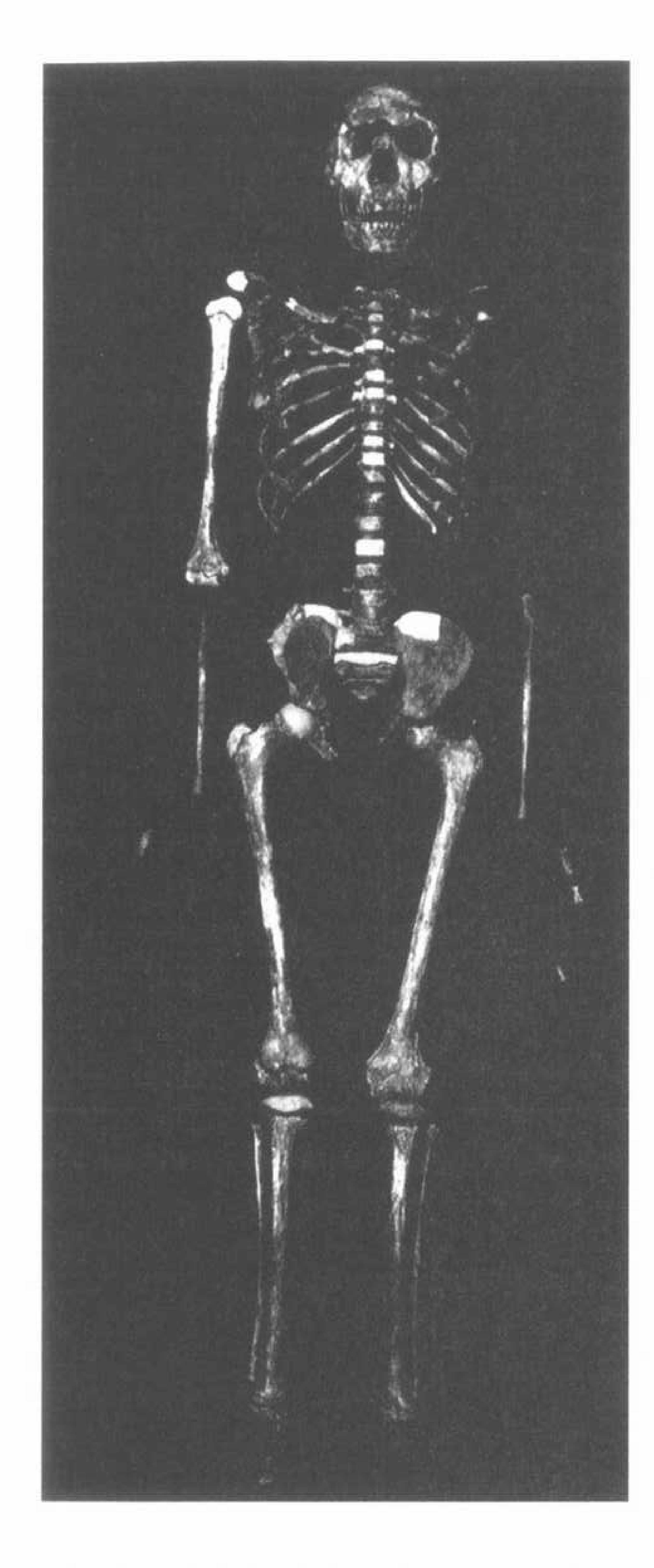
En su análisis del desarrollo dentario como indicador del modelo de ciclo biológico, Holly Smith de la Universidad de Michigan ha proporcionado algunas evidencias que corroboran este cambio hacia un modelo de ciclo biológico como el de los humanos modernos (capítulo XI). En los simios, la erupción del primer molar tiene lugar poco después de los 3 años de edad y la duración de la vida es de unos 40 años, mientras que en los humanos estas cifras son de 5,9 y 66 años. En otras palabras, el modelo de ciclo biológico humano ha experimentado un retardo con relación al de los grandes simios; este retardo incluye la edad del destete, la edad de la madurez sexual y la duración de la gestación. Mientras que los *Homo erectus* tardíos responden al modelo humano moderno, igual que lo hacen los neandertales y otras formas arcaicas de *sapiens*, los *Homo erectus* primitivos, entre los cuales el muchacho de Turkana, eran algo intermedios al respecto entre los humanos y los simios: las cifras son, en este caso, de 4,6 y 52 años.

El *Homo erectus* juvenil procedente de unos depósitos de 1,6 millones de años de antigüedad de la orilla occidental del lago Turkana, en Kenya, es importante no solo porque representa el primer descubrimiento de numerosos elementos postcraneales de esta especie sino también porque nos ilustra acerca de las proporciones y relaciones del conjunto del cuerpo. El esqueleto, observan Leakey y sus colegas, «es el primero (homínido fósil primitivo) en que el tamaño cerebral y el tamaño corporal pueden ser medidos con precisión en el mismo individuo».

Una de las marcas de ley de *Homo erectus* fue un tipo particu-



Tendencias dentarias continuadas. La fotografía de la mandíbula inferior de *Homo erectus* (abajo) comparada con la de *Australopithecus boisei* revela la continuación de la reducción de la robustez del aparato masticatorio de *Homo*. (Por cortesía de Milford Wolpoff.)



El muchacho de Turkana. Este individuo de *Homo erectus*, que murió aproximadamente a los 10 años de edad, vivió hace 1,6 millones de años al oeste del lago Turkana, en el norte de Kenya. Se trata del fósil humano primitivo más completo descubierto nunca e incluye muchos elementos esqueléticos de *Homo erectus* que no se conocían previamente. (Por cortesía de Alan Walker/National Museums of Kenya.)

lar de herramienta de piedra, el hacha de mano en forma de lágrima. Estos implementos, que usualmente se denominan acheulenses, a raíz del nombre de un yacimiento francés en donde fueron descubiertos por primera vez, aparecen en depósitos de 1,4 millones de años de antigüedad en la Garganta de Olduvai, de forma contemporánea a la aparición de especímenes de *Homo erectus*. Especímenes más antiguos han sido encontrados en Koobi Fora, en Kenya. Las hachas de mano, a veces construidas toscamente, bellamente diseñadas en otros casos y en ocasiones con indicaciones de estilos individuales o locales han sido encontradas desde estas primeras épocas hasta hace 200.000 años en Europa y Asia. Curiosamente, sin embargo, en Asia Oriental la tecnología de las herramientas de piedra no tiene un carácter importante.

Las acumulaciones de piedras y huesos que aparecen en el registro arqueológico —que coinciden evidentemente con el origen del género *Homo*, y se hacen más frecuentes durante los tiempos de *Homo erectus*— nos proporcionan una señal indicadora, cada vez más clara, de algún tipo de actividad de caza (véase el capítulo XXIII). Algunos investigadores especulan con que una dieta de base más ancha, que incluyera una mayor proporción de carne que la que comían las especies de homínidos más primitivos fue un factor en la migración de *Homo erectus* fuera de África.

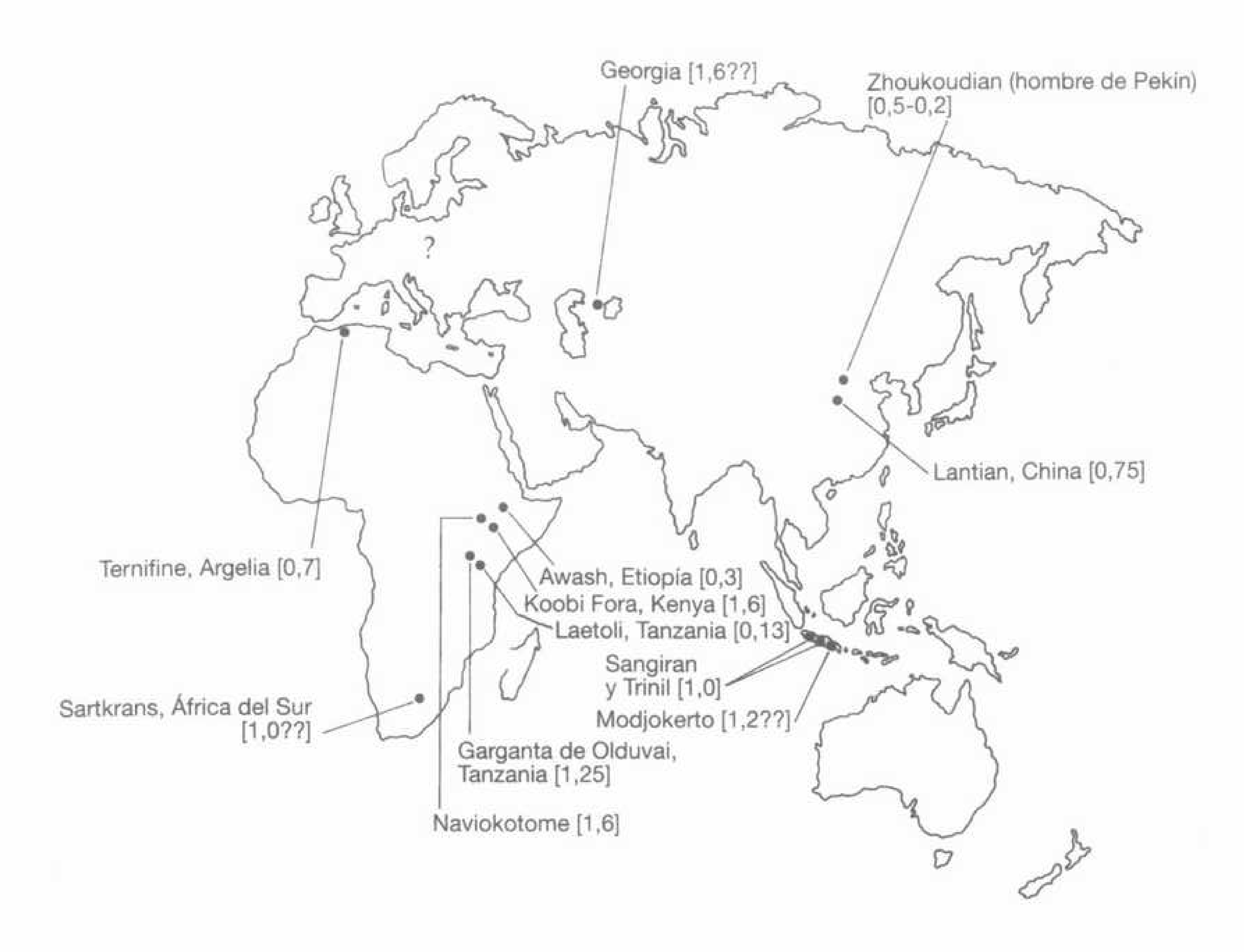
Algunos cambios de conducta significativos que se habían iniciado con *Homo habilis* se profundizaron en *Homo erectus*. Una indicación de uno de tales cambios es la reducción del dimorfismo con respecto al tamaño corporal entre los sexos. El dimorfismo sexual en los homínidos más primitivos fue grande, siendo los machos casi dos veces más corpulentos que las hembras, una situación que tiene varias posibles implicaciones conductuales. Por ejemplo, pudo implicar una significativa competencia entre los machos para el acceso a las hembras (capítulo XI y XII). Con *Homo erectus* esta desproporción decayó considerablemente siendo los machos sólo el 20 o el 30 % mayores que las hembras, lo que quizá implicaría una reducción significativa de la competición entre los machos. ¿Quizá la mayor complejidad del estilo de vida de *Homo erectus* incluía un cierto grado de cooperación entre machos? Si esta mayor complejidad incluía el uso del lenguaje hablado es materia de especulación (capítulo XXIX).

Con su aspecto del todo más «humano», *Homo erectus* ha sido considerado durante largo tiempo como el antepasado directo de *Homo sapiens*. Sin embargo, muy recientemente, esta suposición ha sido cuestionada. Concretamente, algunos investigadores proponen que los numerosos homínidos fósiles dotados de grandes cerebros procedentes del Pleistoceno Medio que tradicionalmente han sido asignados a *Homo erectus* pertenecen de hecho a diversas especies de *Homo* y no solo a una. En el más simple de los casos, los ejemplares procedentes de Asia que corrientemente se asignan a *Homo erectus* serían una especie, que se habría extinguido en algún momento del último medio millón de años. La segunda estaría constituida por «poblaciones similares a *Homo erectus*» —en palabras de Delson— originarias de África y finalmente antecesores de *Homo sapiens.*

Este nuevo —y claramente polémico— punto de vista se opone al análisis cladístico de la importante colección de fósiles de África y Asia que tradicionalmente han sido asignados a *Homo erectus*.

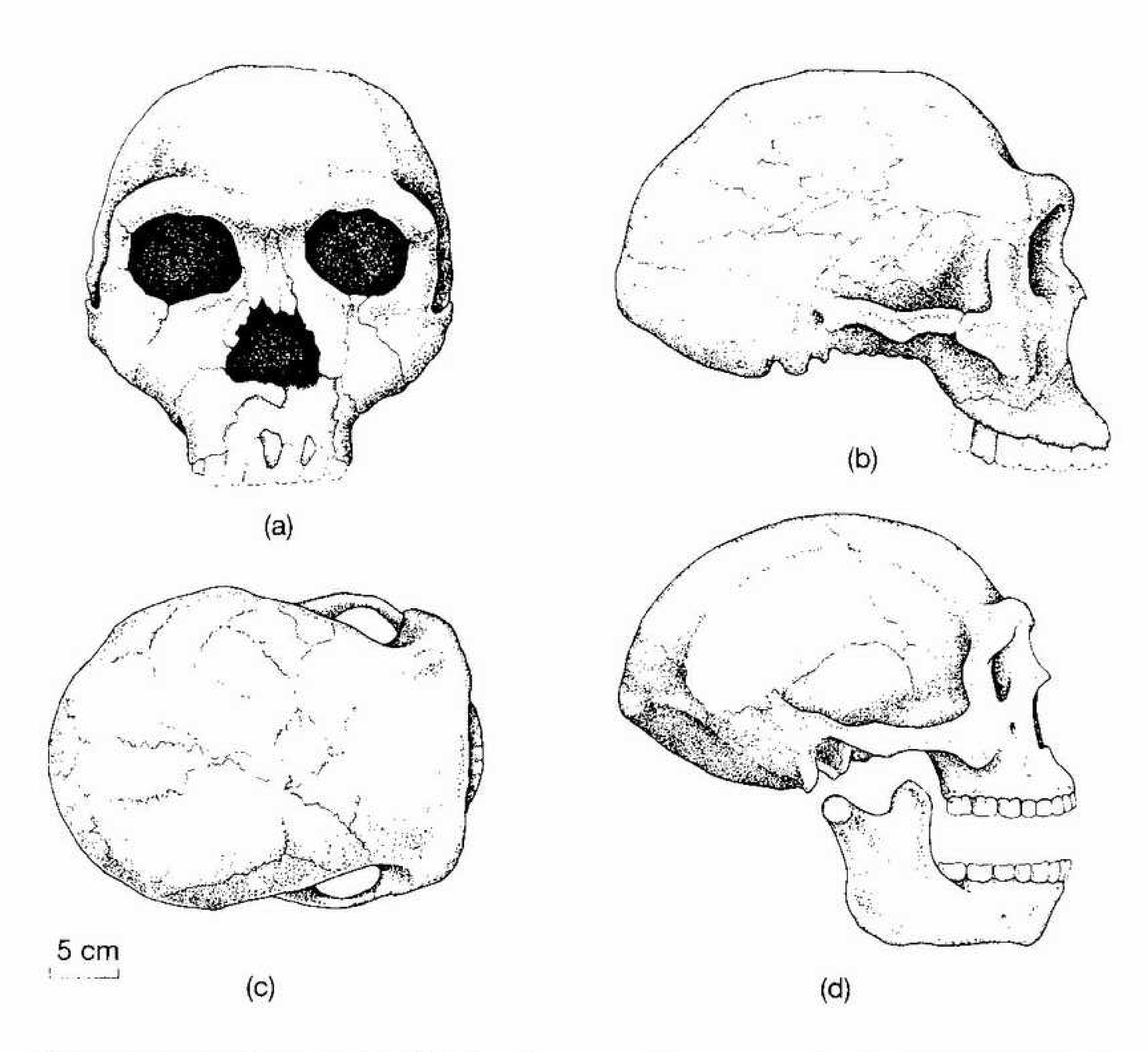
«El problema de definir *Homo erectus* es que en la actualidad es visto como un grado de la evolución humana intermedio entre los primitivos homínidos del Pleistoceno de cerebros pequeños y los *Homo sapiens* de grandes cerebros», señala Peter Andrews del British Museum (Natural History) de Londres. El término «grado» se utiliza para referirse a una población que ha alcanzado el mismo estadio adaptativo: no requiere que el organismo pertenezca al mismo grupo (especie). Tal como Andrews manifiesta, «Sólo porque todos los especímenes denominados *erectus* tengan el mismo tamaño o tengan cerebros de tamaño similar, ello no es una evidencia de que pertenezcan a la misma especie».

Andrews y otros varios investigadores —entre los cuales Christopher Stringer y Bernard Wood— han realizado, de forma independiente, análisis cladísticos de los *Homo erectus* fósiles concluyendo que en su mayor parte los caracteres tradicionalmente utilizados para definir la especie eran retenciones primitivas (véase el capítulo VII). «Estos caracteres *describen* la especie *Homo erectus* porque están presentes en todos o casi todos los especímenes primitivos» observa Andrews, «pero no *definen* la especie, porque también se encuentran en otros hominoides».



Principales yacimientos de *Homo erectus*. Las cifras entre paréntesis indican la antigüedad; cuando éstas van seguidas de ?? indica que aquélla todavía no ha sido establecida. Nótese que todos los yacimientos con una antigüedad superior al millón de años se encuentran en Africa, a excepción de la muy incierta atribución de 1,2 millones de años a Modjokerto, en Indonesia. La dispersión de *Homo erectus* desde Africa hasta el resto del Viejo Mundo pudo estar relacionada con la necesidad de un mayor territorio y de acuerdo con un hábitat activo de depredación en un gran primate.

Cuando los caracteres primitivos son eliminados de la lista de la «definición» tradicional de los *Homo erectus* solo queda un pequeño número de caracteres derivados. Significativamente tales caracteres se encuentran exclusivamente en los fósiles asiáticos, dejando a los fósiles africanos fuera del grupo y sin nada que los enlace con *Homo sapiens*; en otras palabras, las poblaciones africanas de *Homo erectus* aparecen como evolutivamente separadas de las de los homínidos de grado similar de África y eventualmente extinguidas. Las poblaciones africanas tal como las conocemos deberían por tanto recibir otros nombres, como *Homo ergaster* y *Homo leakeyi*. Una de estas especies africanas del grado *Homo*



Tres perspectivas (a, b, c) del cráneo de *Homo erectus* KNMER 3733, de Koobi Fora, en Kenya. La expansión evolutiva del cerebro observada en *Homo habilis* continuó en esta especie; el volumen craneal es de unos 850 cm^3 en este espécimen. Los pronunciados arcos superciliares caracterizan a este ejemplar claramente como *Homo erectus*. Obsérvese que el cráneo termina casi en punta en la región occipital (detrás de la cabeza), característica observada en algunas otras poblaciones de *Homo erectus*, en particular en el hombre de Pekín (d). La población de Pekín vivió un millón de años después que la de Koobi Fora. (Por cortesía de W.E. Le Gros Clark/Chicago University Press, 1955, y A. Walker y R.E.F. Leakey/*Scientific American*, 1978, todos los derechos reservados.)

erectus podría entonces haber sido el primer antecesor de los arcaicos *sapiens* europeos y, posteriormente, de los humanos anatómicamente modernos (capítulo XXV).

La contrapartida de este análisis cladístico es que diferencias anatómicas del tipo de las observadas entre *Homo erectus* definido a la manera tradicional, son precisamente las que cabría esperar en una especie dispersada geográfica y temporalmente.

En los últimos años algunos investigadores han utilizado los fósiles de *Homo erectus* como un test para comprobar la estasis *versus* gradualismo en la prehistoria homínida (véase capítulo IV). Concretamente, la medida utilizada ha sido el tamaño cerebral: ¿ha permanecido más o menos estable entre hace 1,6 y hace 0,5 millones de años, tal como argumenta Philip Rightmire de la State University de Nueva York, Binghamton? ¿o, por el contrario, ha experimentado un gradual incremento a lo largo del tiempo a medida que la especie evolucionaba hacia *Homo sapiens*, tal como sostiene Ilford Wolpoff, de la Universidad de Michigan?

Tal debate —no resuelto— es interesante y suele ir seguido de controversias acerca de la utilización apropiada de los fósiles y de la certidumbre en la datación de los fósiles clave. Y si significara que en aquella época existió más de una especie de *Homo* los análisis de los fósiles asiáticos y africanos del grupo podrían resultar inválidos.

Esta última parte de la prehistoria humana —el Pleistoceno Medio y Tardío— está empezando a ser un punto caliente de la paleoantropología, incluyendo el origen de los humanos modernos (capítulo XXV).

XXIII. ¿CAZADOR O CARROÑERO?

En algún momento comprendido entre el inicio del linaje homínido y la aparición de *Homo sapiens*, una adaptación conductual esencialmente simiesca fue sustituida por lo que podríamos considerar como conducta humana, en particular el sistema de vida cazador-recolector. Como y cuando tuvo lugar es un asunto central para la paleoantropología. Tal como hemos visto, las evidencias fósiles ponen de relieve cambios anatómicos fundamentales durante este período pero es en la arqueología donde debemos buscar las evidencias directas relativas a la conducta.

Los artefactos de piedra más antiguos reconocidos por el momento están datados con unos 2,5 millones de años de antigüedad, un tiempo que viene a coincidir estrechamente con las primeras evidencias del género *Homo*. Desde su primera aparición en el registro las herramientas de piedra se encuentran tanto en forma aislada como, de manera significativa, en asociación con concentraciones de huesos animales. Qué significa exactamente esta asociación de huesos y piedras en términos de la conducta de los primitivos homínidos es algo que en los últimos años ha empezado a ser debatido de forma acalorada por los arqueólogos.

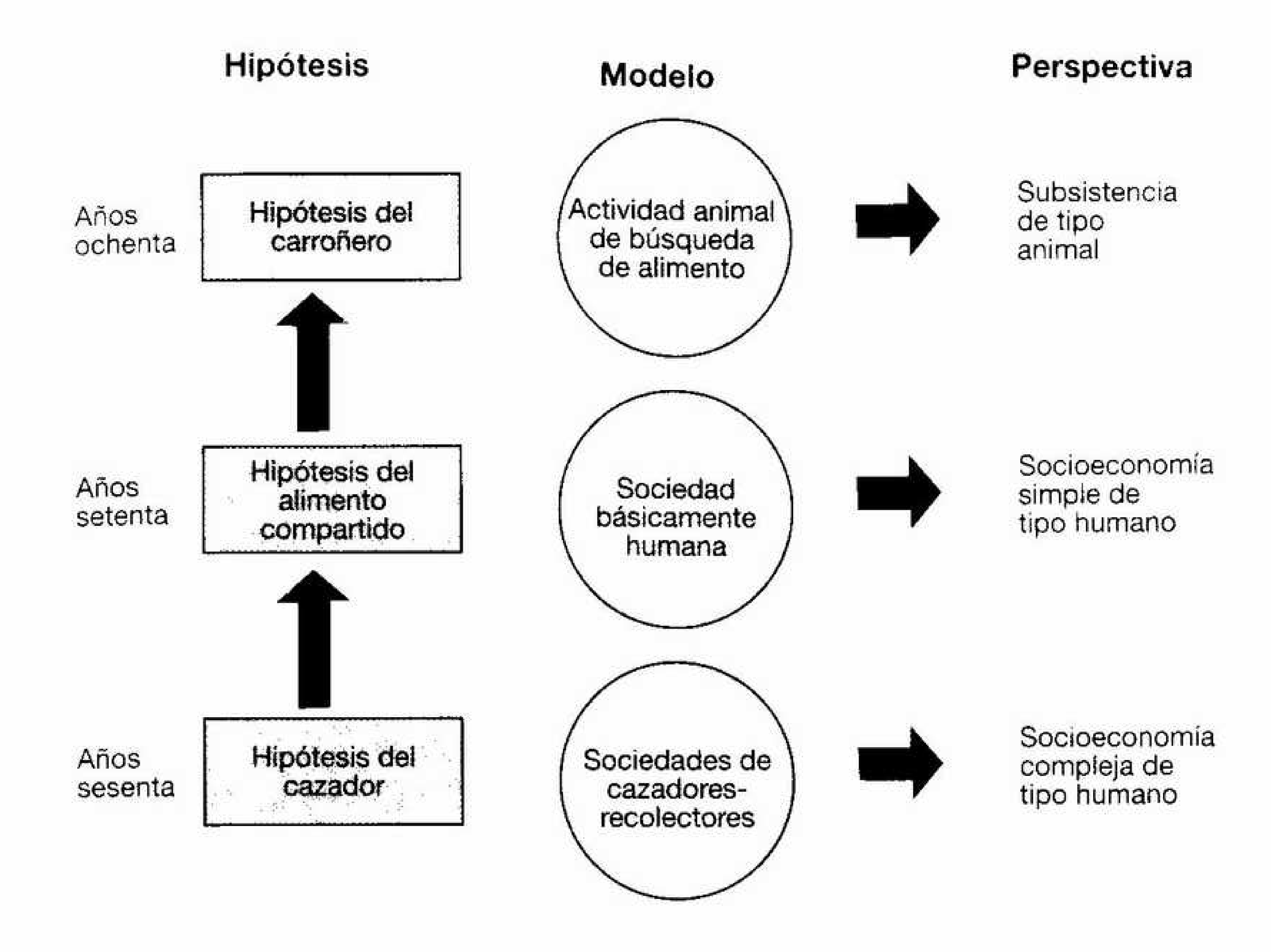
Hasta hace poco tiempo algunos arqueólogos sostenían, por analogía con las modernas sociedades de cazadores-recolectores que tales asociaciones eran restos de antiguos lugares de acampada o campamentos fósiles a donde los alimentos animales y vegetales eran llevados para ser compartidos y consumidos en el seno de un complejo ambiente social. Otros han sugerido, por el contrario, que tales restos indicaban simplemente que los homínidos utilizaron las piedras para raspar la carne de los restos de los cadáveres y rompían los huesos para extraer el tuétano en comederos

de carnívoro y que por tanto no tienen mayores implicaciones sociales. De ahí que el debate, que a menudo se ha caracterizado como «el cazador *versus* el carroñero, se refiera a cuán «humano» era el comportamiento de los homínidos dos millones de años atrás.

Durante los años sesenta y principios de los setenta, los paleoantropólogos consideraron que la caza era la adaptación humana primaria, una noción que tiene profundas raíces intelectuales, que entroncan con *The Descent of Man* de Darwin. El apogeo de la «hipótesis del cazador» vino marcado por la conferencia de la Wenner-Gren Foundation, celebrada en 1966 en Chicago y titulada «Man the hunter». La conferencia no sólo subrayó la importancia de la naturaleza idílica de la existencia del cazador-recolector —«la primera sociedad rica» tal como una autoridad la ha denominado— sino que además identificó firmemente las demandas técnicas y organizativas que exige la caza como la fuerza conductora de la evolución de los homínidos.

Entre mediados y finales de los años setenta tuvo lugar un cambio de paradigma, cuando Glynn Isaac propuso la «hipótesis del alimento compartido». La cooperación fue lo que nos hizo humanos, sostenía Isaac, específicamente la cooperación para compartir los recursos alimentarios animales y vegetales que eran llevados de forma habitual hacia un foco social, el campamento; los machos ejercían la caza, las hembras la recolección de los alimentos vegetales. A diferencia del «hombre cazador», Isaac consideraba que no era posible decidir qué grado de importancia pudo haber tenido la caza en comparación con el carroñeo. «Por el momento parece menos razonable asumir que los protohumanos, armados, a lo sumo, de forma primitiva, pudieran ser cazadores particularmente efectivos», concluía en 1978.

Aunque el desplazamiento desde la hipótesis del cazador hasta la hipótesis del alimento compartido cambió lo que se percibía como la principal fuerza evolutiva en los primeros homínidos, éstos continuaban siendo reconocibles como humanos. Específicamente la conclusión de que la co-ocurrencia de huesos y piedras en los ambientes Plio-Pleistocénicos implicaban un campamento homínido, era algo que evocaba inmediatamente una estructura social de cazadores-recolectores. Y, si bien la hipótesis del alimento compartido fue descrita a menudo por sus defensores como simplemente una de las muchos candidatos posibles para explicar la evolución de la conducta humana, resultaba muy seductora. Un paleoantropólogo de la Smithsonian Institution, Richard Potts, ha observado: «La hipótesis del campamento/alimento compartido (era) una idea muy atractiva ya que integraba numerosos aspectos de la conducta humana y de la vida social que son importantes para los antropólogos: sistemas de reciprocidad, intercambio, liderazgo, subsistencia, división del trabajo, tecnología y lenguaje».

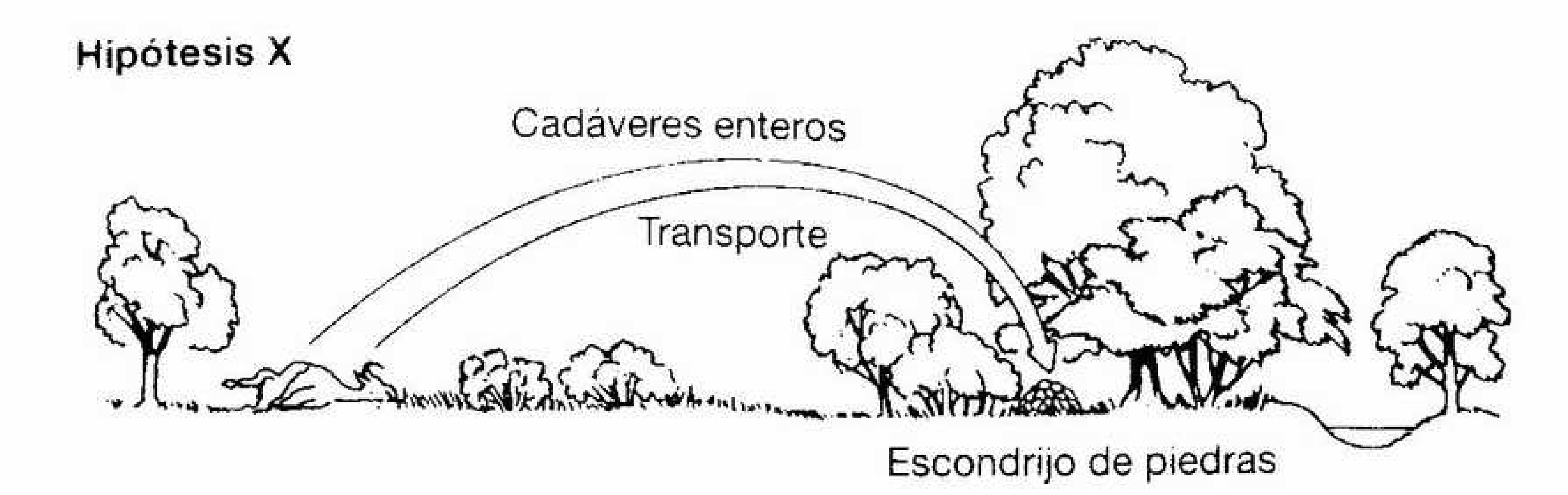


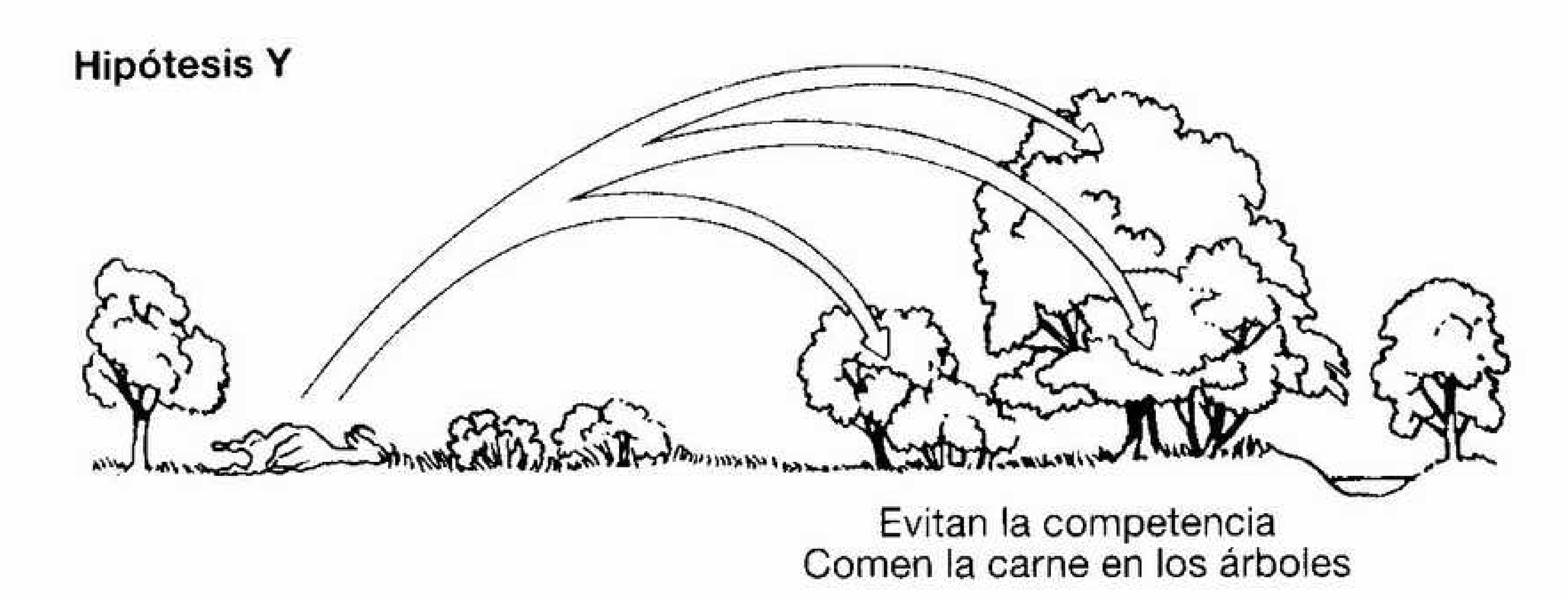
Evolución de las hipótesis. Durante las últimas tres décadas las ideas acerca de la naturaleza de las actividades de subsistencia (sociales y económicas) han pasado a través de diversas fases importantes. En los años sesenta los antropólogos consideraban la evolución de los homínidos en términos del impacto de la caza cooperativa. En los años setenta tal imagen decayó en parte, centrándose la consideración de la cooperación social y económica en una mezcla de caza y recolección. Las hipótesis actuales restan importancia a la caza como componente importante para la subsistencia de los homínidos primitivos y ponen asimismo en duda la complejidad social que implica la cooperación económica. Estas tendencias teóricas han tenido el efecto de hacer a los primitivos homínidos menos humanos.

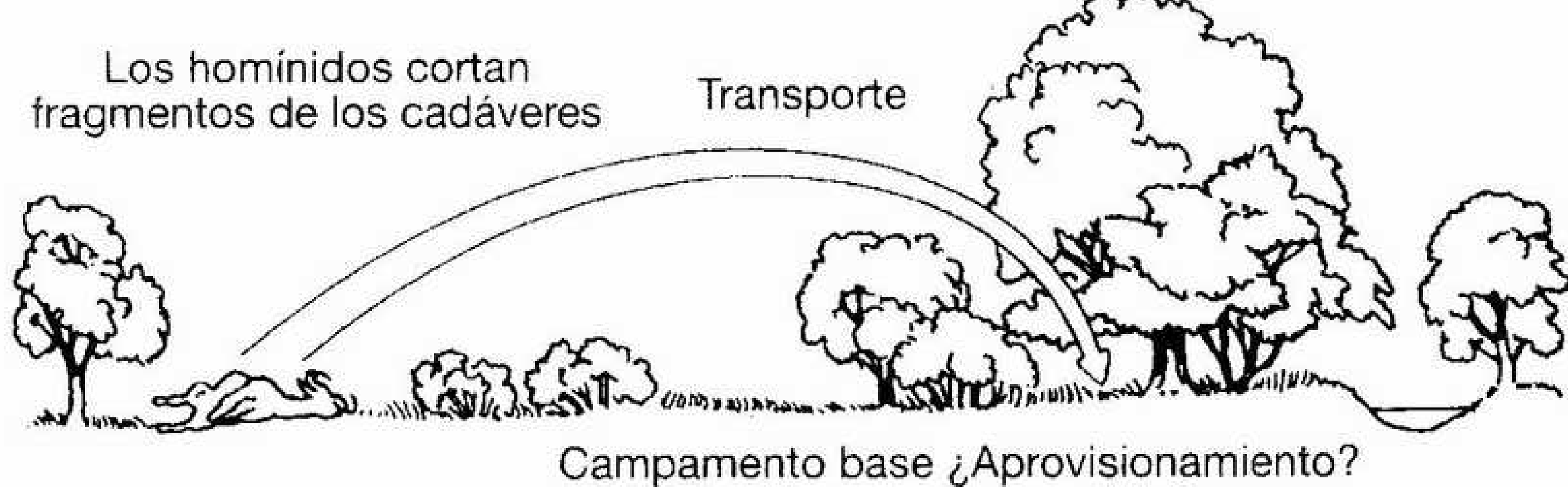
Observando que este tipo de interpretaciones se basaban en diversas suposiciones implícitas, Isaac inició, a finales de los setenta, un programa de investigación que trataba de verificar la hipótesis del alimento compartido. Por su parte, Lewis Binford, de la Universidad de Nueva México, se embarcó, de forma independiente, en una aventura similar. Algunas preguntas básicas fueron planteadas. Primero, ¿qué procesos ocasionaron las concentraciones conjuntas de artefactos de piedra y de huesos animales en determinados emplazamientos? Segundo, ¿si los huesos y las piedras están relacionados de forma causal con dichos lugares, que implicaciones sociales serían posibles? Isaac y sus colegas enfocaron dichas cuestiones por medio del re-examen de los huesos fósiles de diversos yacimientos de 1,8 millones de años de antigüedad ya conocidos de la Garganta de Olduvai y de una nueva excavación, de 1,5 millones de años de antigüedad, de un nuevo yacimiento en Koobi Fora, conocido como yacimiento 50. Para Binford el ejercicio implicó el escrutinio de materiales publicados acerca de los yacimientos de Olduvai.

Existen de hecho varias formas en las que fragmentos de hueso y artefactos de piedra se pueden acumular en un mismo lugar sin estar causalmente relacionados. Por ejemplo, pueden ser arrastrados, como es sabido, de forma independiente a lo largo de una corriente de agua y depositados conjuntamente —en un aluvión. O bien animales carnívoros pueden utilizar un lugar particular como comedero donde alimentarse de cadáveres, mientras que los homínidos pueden utilizar el mismo lugar para partir piedras y trabajar la madera, sin tener ningún interés por los huesos. La primera posibilidad puede ser comprobada por medio de un estudio estratigráfico detallado del yacimiento, la segunda debería buscar alguna clase de indicación de que las piedras fueron utilizadas de alguna manera con los huesos.

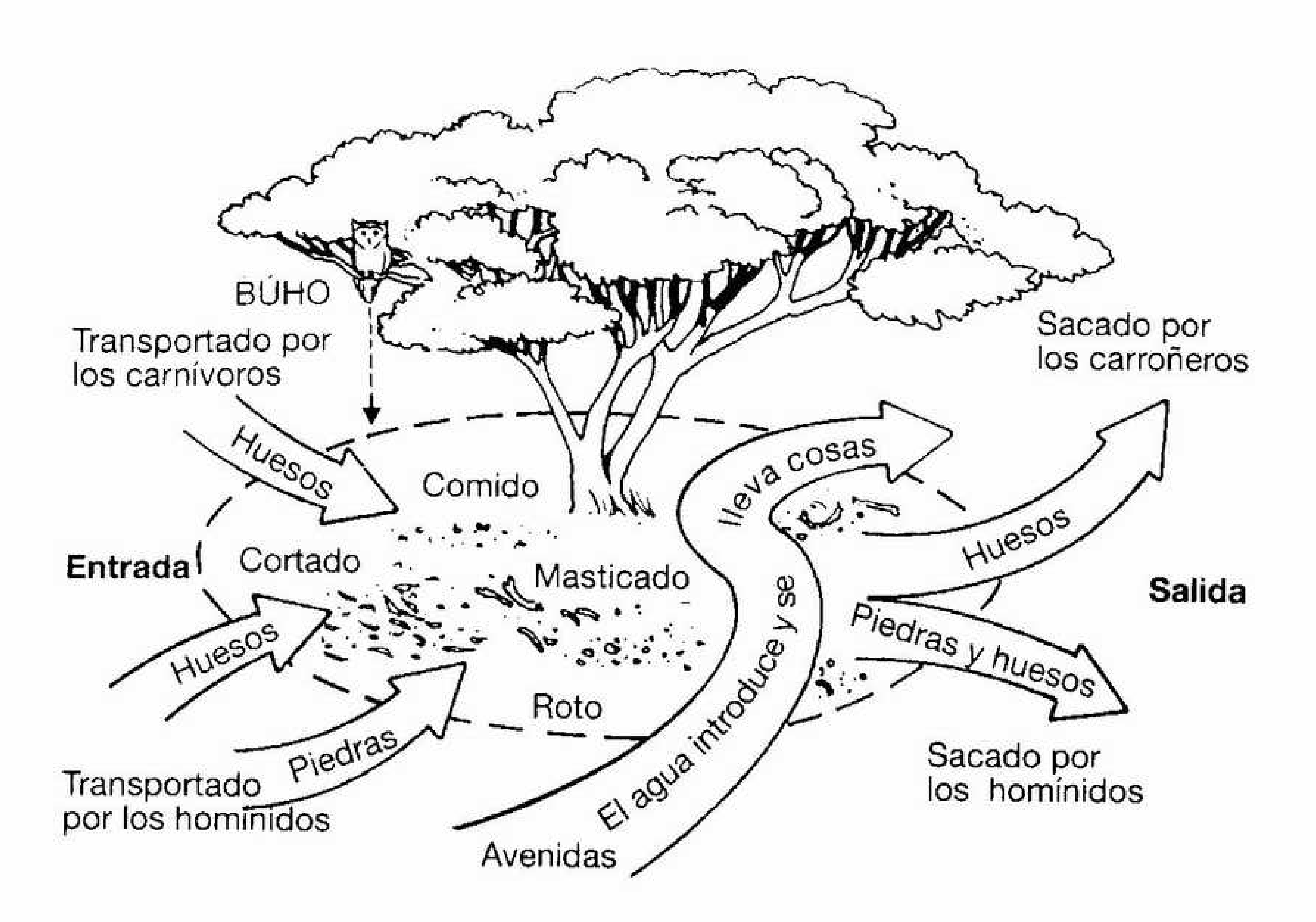
Hay seis yacimientos primitivos principales de huesos y artefactos en Olduvai Lecho 1, el más famoso de los cuales el «piso del *Zinjanthropus*» es el más famoso, con una acumulación de más de 40.000 huesos y 2647 piedras. Los procesos hidráulicos parecen haber tenido poca o ninguna influencia en la formación de la mayoría de yacimientos. El análisis de los yacimientos de Binford implica la comparación de la pauta de composición —denominada







Hipótesis encontradas. Las acumulaciones de artefactos de piedra y huesos animales rotos constituyen un importante elemento de los yacimientos arqueológicos primitivos. Tradicionalmente interpretados como los restos de algún tipo de campamento homínido (hipótesis Z) dichas acumulaciones están en la actualidad sujetas a otro tipo de interpretaciones. Por ejemplo, en la hipótesis Y las acumulaciones se producen en un determinado lugar porque los homínidos utilizan los árboles del lugar para escapar de la competencia de otros carnívoros mientras se alimentan de la carne de cadáveres. La hipótesis X sostiene que los homínidos fabrican escondites de piedras, a fin de transportar más fácilmente los fragmentos de los cadáveres. En todos los casos el resultado es el mismo: una acumulación de huesos y piedras en un mismo lugar. (Por cortesía de Glynn Isaac.)

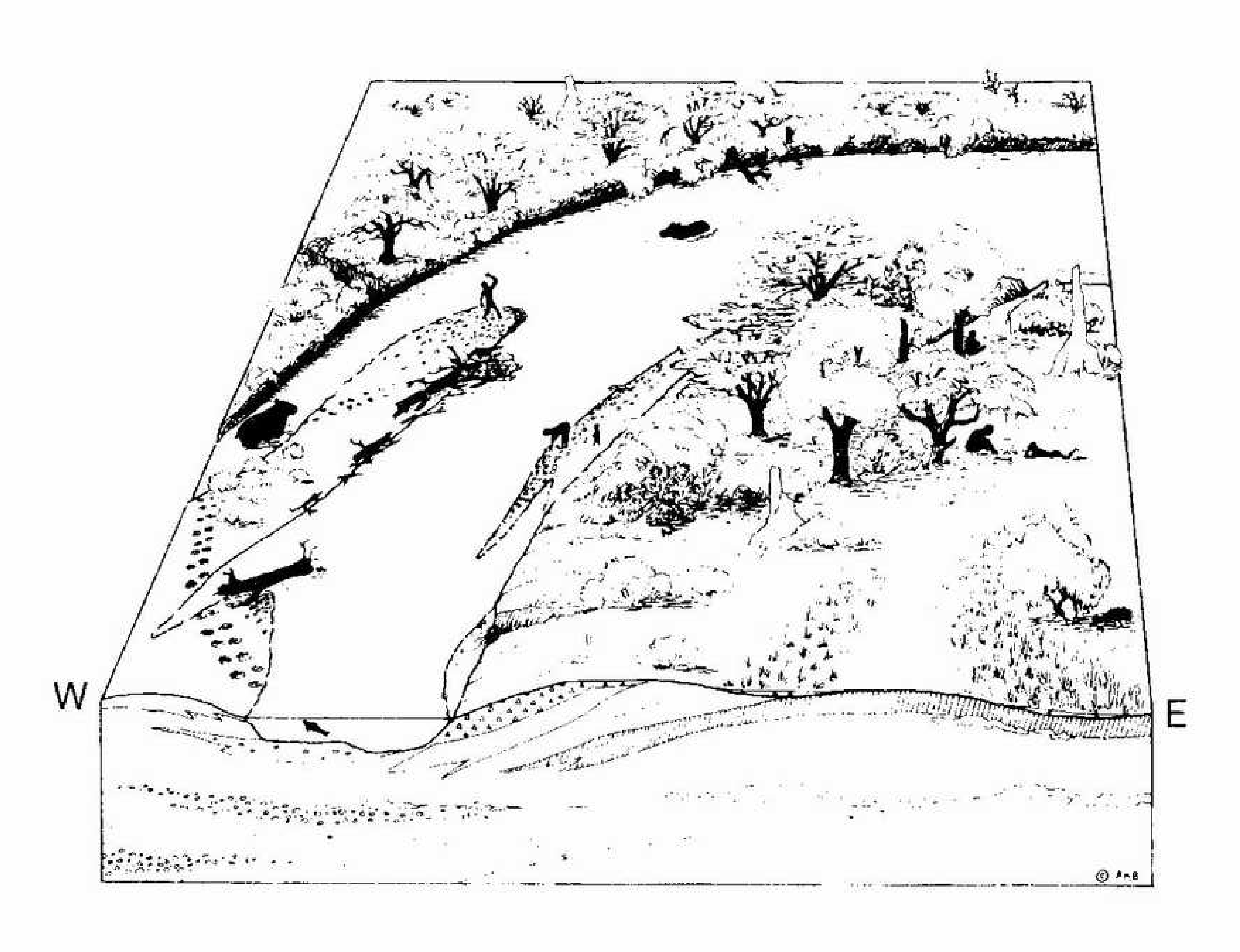


Dinámica de un yacimiento. Numerosos factores influyen sobre lo que pudo haber sido llevado a un lugar y lo que pudo ser sacado de él. Las excavaciones arqueológicas sólo pueden recuperar lo que permaneció en el yacimiento y pudo preservarse (huesos y piedras, pero no plantas y materias animales blandas). (Por cortesía de Glynn Isaac.)

análisis residual— de los huesos con los de los yacimientos modernos de carnívoros, asumiendo que ninguna diferencia pueda ser atribuida a la actividad humana. Su conclusión fue clara: «El único retrato claro obtenido es el de un homínido carroñero que se alimenta de los cadáveres y restos dejados por otro depredador-carroñero en busca de fragmentos anatómicos abandonados de bajo valor nutritivo, primariamente con el propósito de extraer el tuétano... No hay evidencia de actividad alguna de «llevar comida a casa».

Para Binford, por tanto, las acumulaciones óseas Plio/Pleistocénicas de los yacimientos más antiguos de Olduvai son principalmente el resultado de la actividad de carnívoros, con los homínidos desempeñando un papel de carroñero marginal, de manera que no es posible establecer una implicación social de tipo humano para tales homínidos. «Los famosos yacimientos de Olduvai no son pisos», concluía.

Conclusión esta última a la que también han llegado varios colegas de Isaac, entre los cuales Pott, Pat Shipman de la Johns Hopkins University y Henry Bunn de la Universidad de Wisconsin. Sin embargo las interpretaciones acerca de lo que son realmente aquellas acumulaciones de huesos difieren ampliamente. Concretamente, ninguno de los tres parece estar de acuerdo con la suposición de Binford de que la acumulación es primariamente el resultado de una actividad carnívora. Al contrario, todos conside-



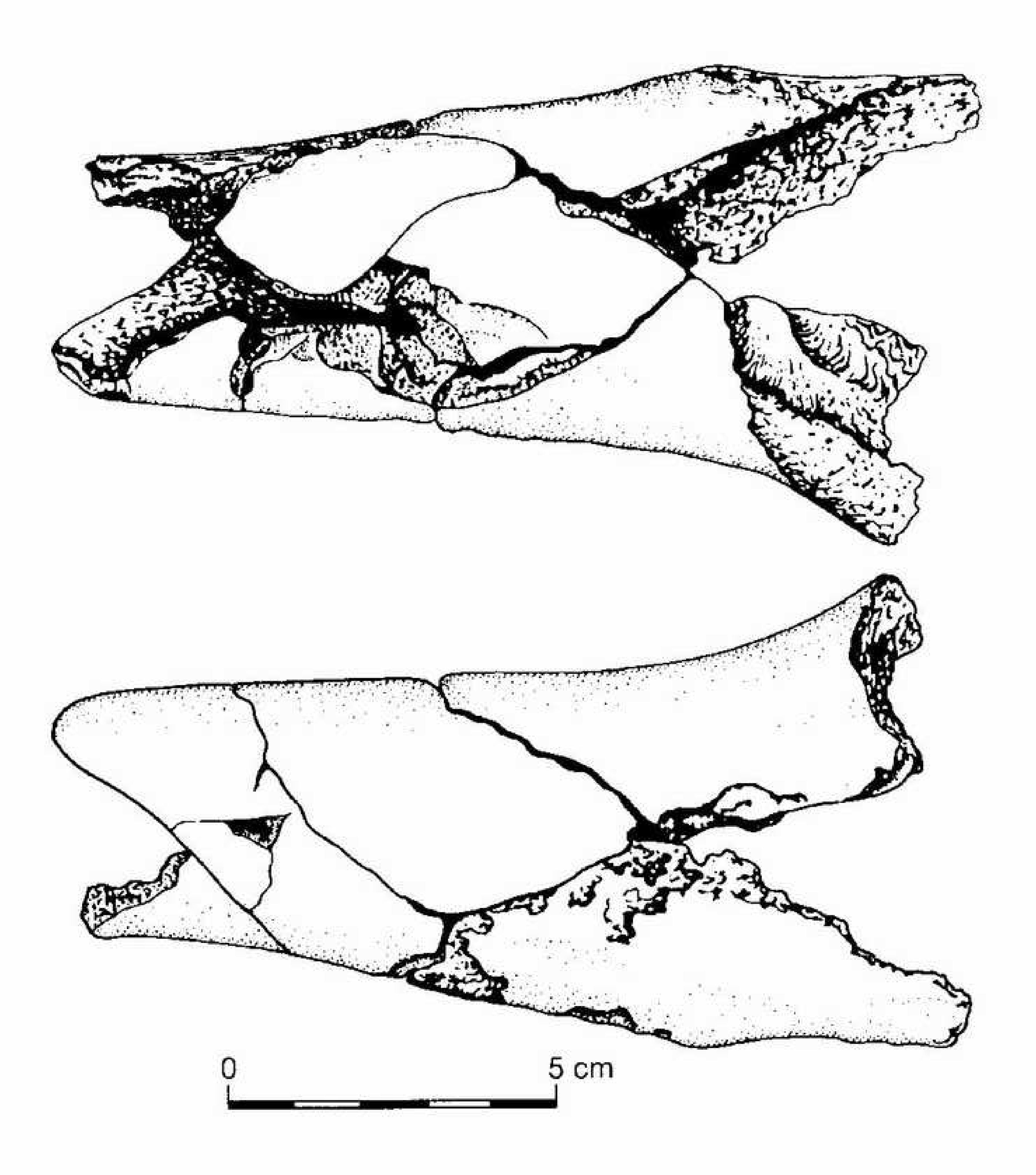
Un yacimiento de 1,5 millones de años. Excavado en la llanura aluvial este del lago Turkana, el yacimiento cincuenta ha proporcionado 1405 fragmentos de piedra y 2100 piezas de hueso animal. Un millón y medio de años atrás este yacimiento, localizado en el meandro de un río, fue utilizado durante un período de tiempo relativamente corto. Las herramientas de piedra y los desechos ocasionados durante su manufactura han permitido reconstruir la forma de los guijarros originales utilizados por los artesanos, de la misma manera que los fragmentos de huesos rotos han podido ser juntados entre sí y recompuestos. Las pautas de desgaste de los filos de las herramientas de piedra indican que fueron usadas para cortar carne, materias vegetales blandas y madera. (Por cortesía de A.K. Behrensmeyer.)

ran aquellas acumulaciones como obra de homínidos, ocasionalmente visitada por carnívoros, pero Potts, Bunn y Shipman difieren entre sí en cuanto al grado en que la acumulación debe ser atribuida a la caza y en que medida al carroñeo.

El análisis de Binford ha sido criticado a varios niveles, el de menor importancia de los cuales no es, tal como señala Potts, que esta versión del análisis residual ha asumido *a priori* que los homínidos no tenían una actividad carnívora; si los homínidos cazaran y consumieran animales como lo hacen otros carnívoros entonces el modelo resultante de fragmentación ósea quedaría subsumido en una «actividad carnívora», no residual. El propio análisis de Potts de los yacimientos arqueológicos de Olduvai muestra que la pauta de acumulación ósea es más diversa de la esperable en un yacimiento exclusivamente carnívoro y concluye que la acumulación es probablemente una mezcla de actividades de caza y de carroñeo, argumentando que resulta difícil sino imposible distinguir los modelos de acumulación ósea que se derivarían de la caza de aquellos derivados de lo que el llama carroñeo primitivo. El carroñeo primitivo se produciría, dice, cuando un homínido localiza un animal muerto que no ha sido comido más que parcialmente por un carnívoro convencional.

En 1979, Potts, Shipman y Bunn descubrieron simultáneamente señales de corte en huesos de Olduvai que les habían sido claramente infringidas por lascas de piedra utilizadas para descarnar o desarticular los huesos. Las señales de corte son quizá la evidencia más directa posible de que los homínidos utilizaron los huesos en los yacimientos arqueológicos, aunque otra vez las interpretaciones difieren algo.

Shipman, por ejemplo, observa poca o nula indicación de que los homínidos de Olduvai desarticularan los huesos y concluye en consecuencia que las acumulaciones óseas eran principalmente los restos del carroñeo de las presas de otros carnívoros. Sin embargo Potts y Bunn dicen observar lo que interpretan como una evidencia de la desarticulación de huesos y que puede ser considerado como una indicación de una actividad de caza o de carroñeo primitivo. De los dos, Bunn considera más firmemente la caza como un aspecto importante de la conducta de los homínidos de Olduvai, mientras que Potts señala, incidentalmente, que en la naturaleza



Dos perspectivas del extremo del húmero de un gran antílope extinto, que se supone había sido descuartizado por los ocupantes del Yacimiento 50. Además de indicios de golpes, el hueso lleva también melladuras producidas, probablemente, por afilados útiles de piedra, como lascas que podrían haber sido empleadas para arrancar la carne u otros tejidos. (Por cortesía de A.B. Isaac.)

existen muy pocos cazadores puros y muy pocos carroñeros puros, ya que la mayoría de los carnívoros hacen un poco de las dos cosas. «Preguntarse si los homínidos primitivos fueron cazadores *o* carroñeros es probablemente, por tanto, una pregunta no adecuada», dice.

Sin embargo tanto si fueron cazadores o trazas de una actividad carroñera, los restos óseos de los yacimientos de Olduvai pueden ser en principio una indicación de campamentos de homínidos, aunque es algo que parece improbable. Los típicos campamentos de cazadores-recolectores son lugares de una intensa

actividad social y refugios de seguridad que son ocupados por períodos de unas pocas semanas y abandonados posteriormente. Los yacimientos de Olduvai, sin embargo, se acumularon aparentemente durante períodos de entre 5 y 10 años y fueron obviamente visitados por carnívoros. Los carnívoros dejaron su firma en tales yacimientos en forma de marcas de sus dientes en algunos de los huesos. Algunas de estas señales de dientes se sobreponen a señales de corte lo que parece implicar que los homínidos accedieron a los huesos antes. Otras de tales señales de dientes de carnívoro, sin embargo, tienen señales de corte sobrepuestas lo que confirmaría que los homínidos se alimentarían de carroñas muertas por otros carnívoros.

¿Si los yacimientos de Olduvai no son campamentos típicos, que son entonces? Potts ha sugerido que se formaron alrededor de escondrijos de piedras, lugares en donde los homínidos acumularon materias primas para la fabricación de útiles, después de haber llevado a cabo simulaciones por computador que parecerían mostrar que formar escondrijos de piedras y llevar hacia allí los cadáveres podría ser, en términos energéticos, una estrategia óptima. En cualquier caso la materia prima de los artefactos de algunos de aquellos yacimientos proceden de lugares fuente situados a 11 kilómetros de distancia. Y algunas de estas materias primas nunca fueron procesadas. Tales fragmentos han sido denominados manuportes.

La conclusión de todos estos trabajos es que los yacimientos de Olduvai parecen haber sido formados por homínidos que transportaron piedras a determinados lugares, adonde probablemente también llevaron huesos con carne, como resultado de su actividad cazadora o carroñera. Más que campamentos, tales sitios parecen haber sido lugares de procesado y consumo de la carne. Sin embargo no todos los yacimientos son iguales; por ejemplo, algunos yacimientos de Koobi Fora, entre ellos el yacimiento 50, no son claramente escondrijos de piedras ya que la fuente de la materia prima de los artefactos de piedra se halla en el mismo lugar. Además diversas lascas de piedra del yacimiento 50 presentan señales de haber servido para trabajar la madera y para procesar materias vegetales blandas lo que podría implicar un uso más ocioso de lo que de otra forma se habría pensado. Por el momento



Pequeño canto tallado unifacial y su núcleo, con una piedra martillo en posición para arrancar la siguiente lasca (del Yacimiento 50). (Por cortesía de Glynn Isaac.)

no sabemos si ello representa un cambio en el tiempo —el yacimiento 50 es 300.000 más reciente que los yacimientos de Olduvai— o diferencias en el contexto ecológico.

La respuesta de Isaac a estos hallazgos fue sugerir que la hipótesis del alimento compartido debía ser reemplazada por la hipótesis de un lugar central de forrajeo. «La motivación consciente de la necesidad de «compartir» no se había desarrollado», escribió en 1982. «Mi conjetura ahora es que en varios sentidos el sistema conductual era menos humano de lo que originalmente había imaginado, un sistema que implicaba el transporte de alimento y, *de facto*, sino de forma premeditada, el hecho de compartir y de aprovisionarse de alimento».

En este punto Issac se enfrenta a una dificultad metodológica: la de tratar de imaginar las vidas de criaturas humanas en términos no humanos. Los modernos cazadores-recolectores operan con una organización y una tecnología sofisticadas (relativamente hablando). Careciendo de armas para matar a distancia como carecieron los humanos hasta épocas tardías de su prehistoria, los cazadores humanos habrían estado muy limitados en cuanto a sus posibilidades reales y quizá no podrían ser catalogados de cazado-

res en el sentido en que a menudo se entiende este término. En cambio la actividad carroñera habría sido factible tanto tecnológica como ecológicamente.

Merece ser señalada la evidencia, aportada por Leslie Aiello, de un cambio en las proporciones corporales entre *Australopithecus y* Homo que podría concordar con un adaptación que implicase una mayor actividad habitual. Considerada junto con la aparición de las herramientas de piedra y los yacimientos arqueológicos de a partir de 2,5 millones de años, es razonable inferir un cambio significativo en las estrategias de subsistencia. Desafortunadamente no podemos elucidar por el momento en qué medida contribuyó a ello la caza y en qué medida la actividad carroñera.

XXIV. NUEVAS TECNOLOGÍAS

Tal como hemos visto con la evolución de *Homo erectus* hace 1,7 millones de años, muchas cosas cambiaron en la biología de nuestros directos antepasados. Cambios en los factores que influyen sobre el ciclo biológico, sobre la estructura social y sobre las pautas de subsistencia se combinaron para hacer la especie bastante «más humana» que otras especies de homínidos más primitivas o contemporáneas. Entre dichos cambios la evolución hacia una dieta en la que la carne jugaba un papel más importante habría sido muy importante tanto porque permitía aumentar la estabilidad y la riqueza de los recursos energéticos como porque hacía posible la explotación de nuevos hábitats, tal como realmente debió suceder. *Homo erectus* fue el primer homínido que se desplazó más allá de los límites del continente africano. Debería esperarse que todos estos cambios se hubieran producido con el acompañamiento de mejoras significativas de las tecnologías líticas.

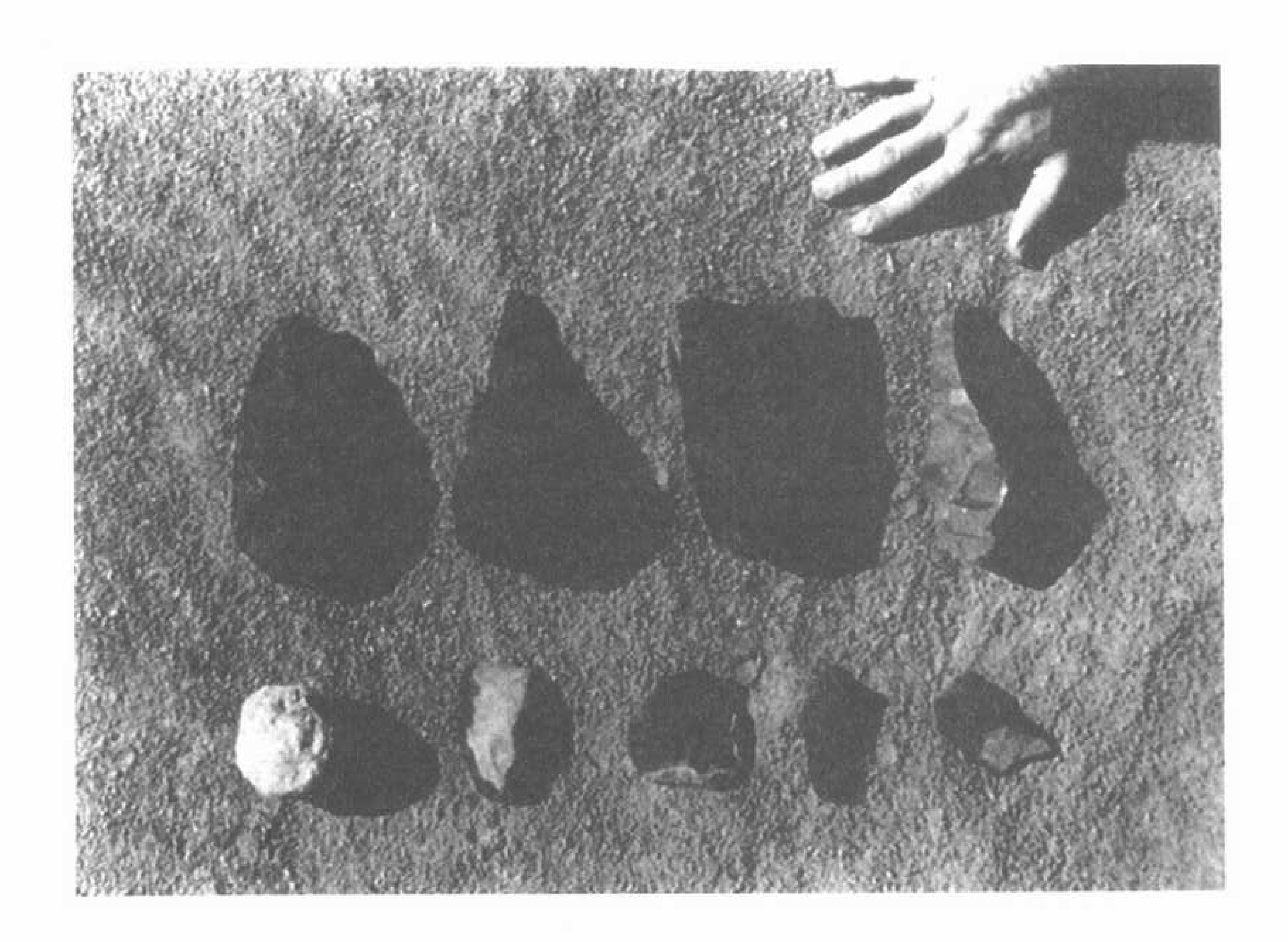
La aparición de *Homo erectus* en el registro fósil efectivamente coincide con (o, por lo menos, precede ligeramente) una significativa innovación del registro arqueológico, la primera a lo largo del millón de años transcurrido desde que se inició la fabricación de herramientas de piedra. La innovación consiste en la introducción de grandes herramientas que aparecen en los conjuntos olduvenses conocidos como hachas de mano, piquetas y hendedores. Cada una de estas herramientas está tallada bifacialmente, pero es el hacha de mano en forma de lágrima la que mejor caracteriza la nueva tecnología, que recibe el nombre de acheulense. El nombre deriva del lugar de San Acheul, al norte de Francia, donde fueron descubiertos numerosos ejemplares de hachas de mano durante el

siglo pasado. También en este caso, la definición de la industria acheulense es debida en buena parte al trabajo de Mary Leakey, en la garganta de Olduvai (Terminológicamente hablando la industria acheulense es de Modo II; véase el capítulo XXI).

En muchos sentidos los conjuntos acheulenses pueden considerarse como herramientas olduvenses con la adición de grandes bifaces. (Algunos estudiosos sugieren que las bifaces deben constituir el 40 % de las herramientas nucleares para que el conjunto pueda ser calificado de acheulense). Comoquiera que sea, las grandes bifaces no aparecen antes de 1,5 millones de años de antigüedad, y su producción representa una innovación real, quizá dependiente de un cambio biológico real que hubiera tenido lugar durante la evolución de *Homo erectus* a partir de *Homo habilis*. En este caso, la presencia de una sola hacha de mano es significativa biológicamente si no, para algunos estudiosos, tipológicamente.

La senda precisa a través de la cual se produjo la emergencia de la innovación acheulense no está clara. Glynn Isaac sostiene, por ejemplo, que requería la producción de grandes lascas ovoides, de más de 10 centímetros de longitud, que pueden ser posteriormente ornamentadas por medio de una serie de pocas, o muchas percusiones a lo largo de ambos márgenes. Algunas grandes lascas serían claramente funcionales sin esta ornamentación posterior. La producción regular de grandes lascas de acuerdo con una forma preferida podría ciertamente haber representado, en expresión tecnológica, una puntuación sobre la cual podría haberse levantado la construcción de otros útiles bifaciales. Aunque sin embargo la emergencia del hacha de mano pudo haber sido un fenómeno más gradual. El olduvense desarrollado (capítulo XXI) comprende bifaces pequeñas, hechas a veces a partir de guijarros ovoides, a veces a partir de lascas relativamente grandes. De manera que las bifaces acheulenses pueden ser consideradas como un ulterior desarrollo de una técnica que hubiera emergido previamente.

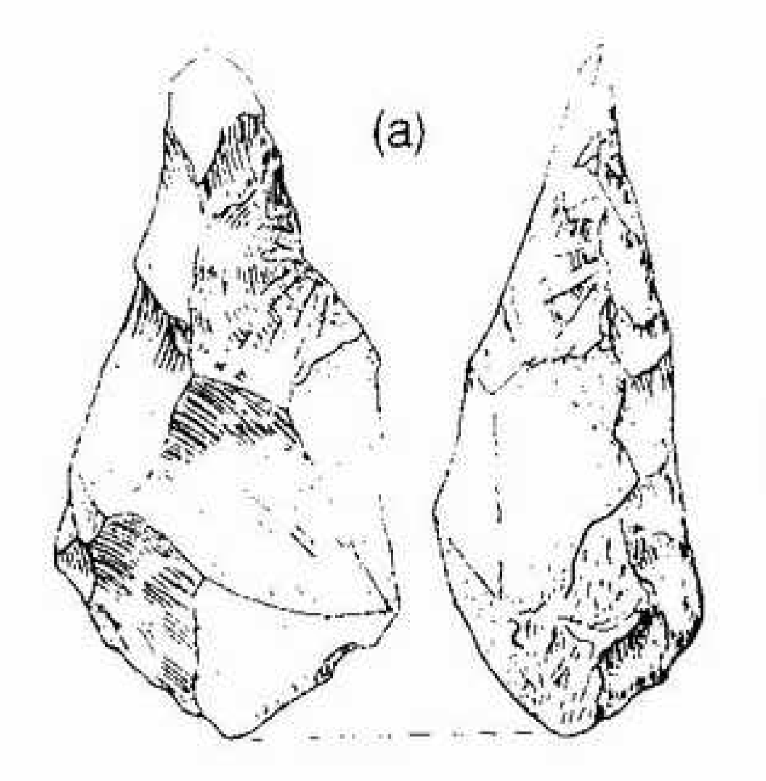
En cualquier caso una vez hubo aparecido el hacha de mano bifacial grande permaneció como una característica de los conjuntos acheulenses durante un largo período de tiempo, tanto en África como en Eurasia, aunque se aprecia un refinamiento en su producción a lo largo de los milenios, de manera que algunos

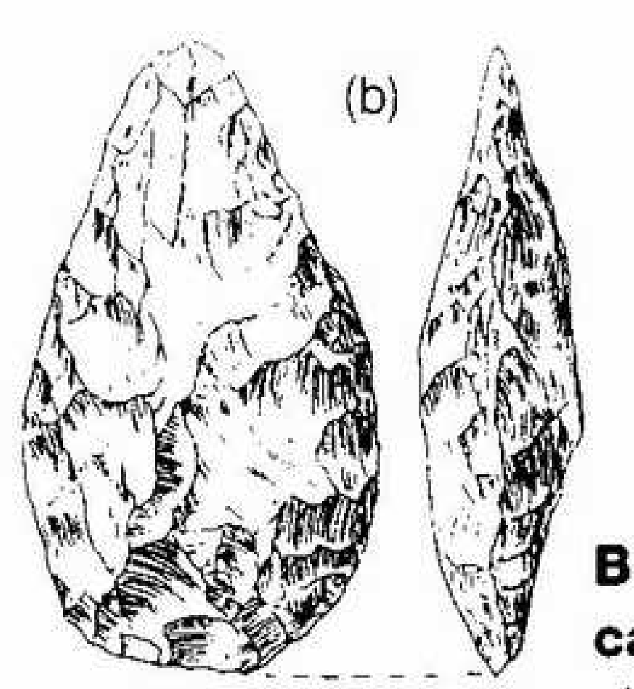


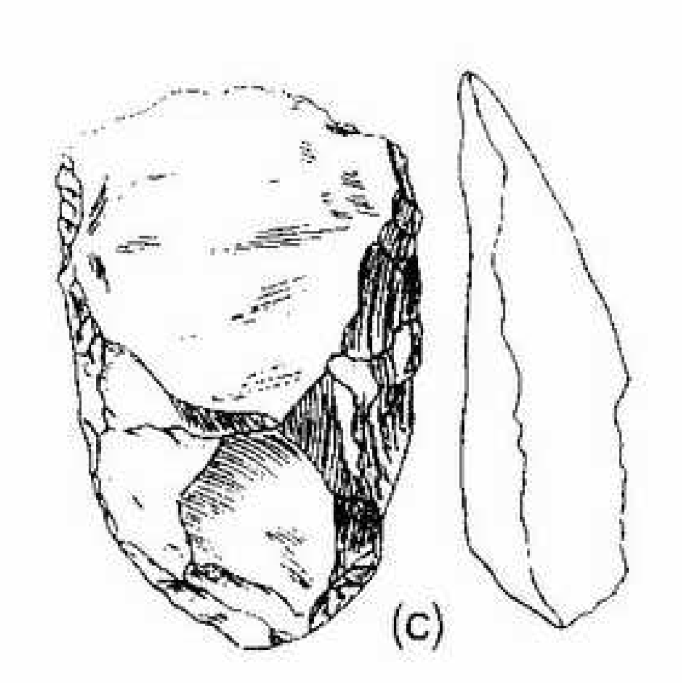
Ejemplos representativos de herramientas acheulenses. Arriba: hacha de mano oval, hacha de mano en punta, hendedor y piqueta. Abajo: esferoide (cuarzo), raspador en lasca y lascas bifaciales ornamentadas. (Todos los artefactos, excepto el esferoide, son réplicas en lava realizadas por Nicholas Toth). (Por cortesía de Nicholas Toth.)

ejemplares tardíos están tallados finamente en comparación con los bastos especímenes más primitivos. Aunque si bien es cierto que ninguna hacha de mano primitiva fue el producto de un largo y cuidadoso proceso para obtener un placer estético y una forma en lágrima perfectamente simétrica, algunos ejemplares tardíos son tan bastos como los primeros. Es decir que por encima de todo, lo que más caracteriza el acheulense, como ya hemos visto en el caso del olduvense que le precede, es el tremendo estasis a lo largo del tiempo, la ausencia de innovación que defrauda la imaginación.

Se conocen conjuntos acheulenses de numerosos yacimientos africanos, algunos de los cuales son espectacularmente ricos. En Olorgesailie (con una antigüedad de 0,7 millones de años), por ejemplo, un yacimiento descubierto por Louis y Mary Leakey y







Bifaces primitivas africanas. Dibujo de: (a) hacha de mano en punta; (b), hacha de mano oval, y (c) hendedor. La innovación clave de la industria acheulense fue la habilidad para producir formas anchas, ovoides, a partir de un núcleo. Entonces las lascas pueden ser usadas sin ulterior preparación o bien ser ornamentadas en grados varios.

excavado por Glynn Isaac cientos de hachas de mano se encontraban desparramadas sobre la superficie del suelo. La industria persistió hasta hace unos 200.000 millones de años, cuando es reemplazada por los conjuntos de la Edad de Piedra Media (Paleolítico Medio). Los conjuntos de raspadores (de tipo olduvense) nunca desaparecieron por completo durante los 1,3 millones de años del período acheulense, el significado de lo cual no está claro. Una interpretación es que ello refleja simplemente lugares de actividades funcionales diferentes.

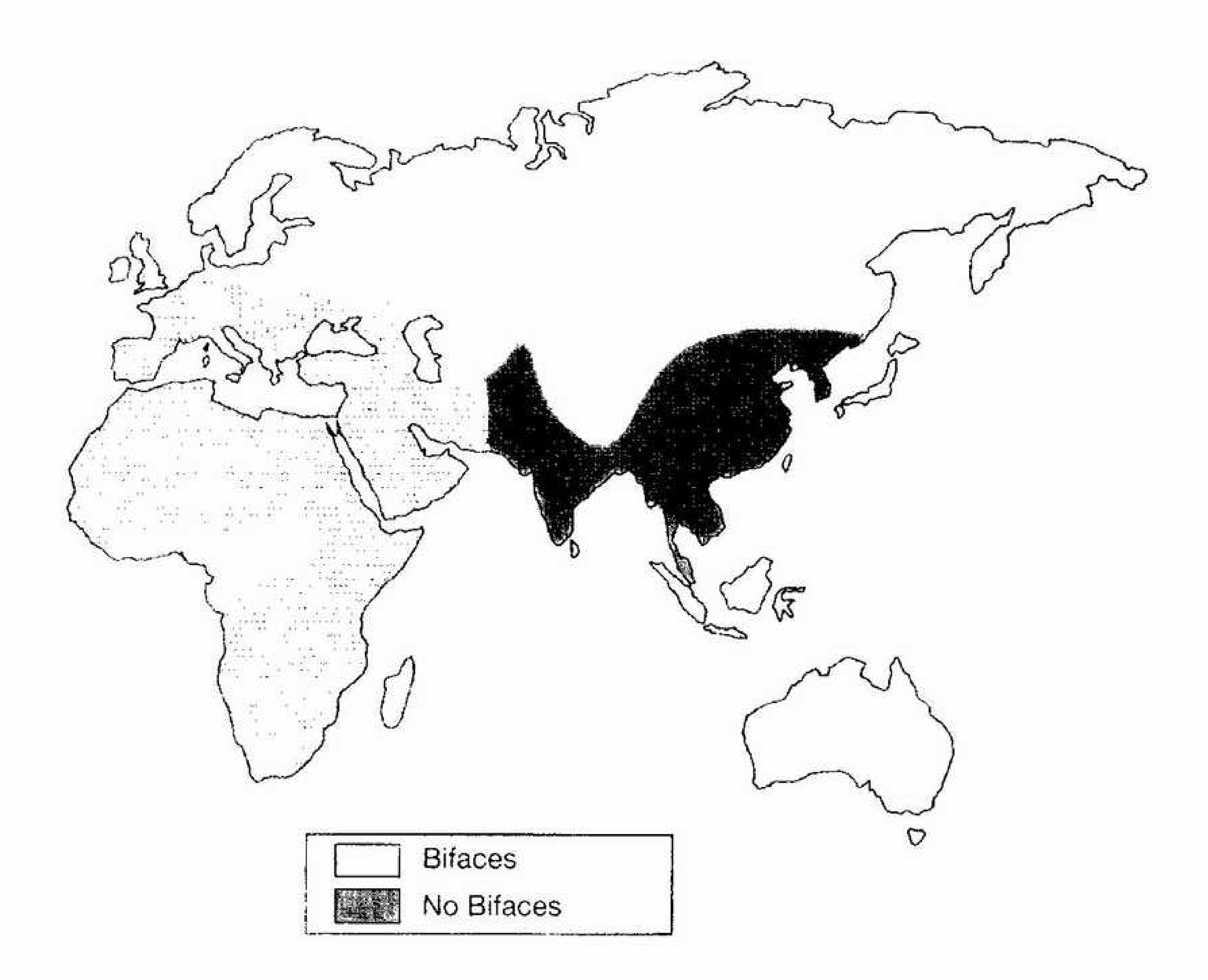
El yacimiento acheulense más primitivo fuera de África es el de Ubeidiya, al oeste del mar de Galilea, en Israel. Datado con alrededor de 1 millón de años, el yacimiento se encuentra en la ruta migratoria natural de África a Asia. Las migraciones hacia Europa pudieron haber seguido la misma ruta, o bien, a través del Estrecho de Gibraltar, desde el África Noroccidental hacia Iberia, o bien, de isla en isla a través del Mediterráneo, o mediante alguna combinación de tales vías. La datación de los primeros yacimientos europeos es difícil debido a la ausencia de rocas volcánicas adecuadas para la datación radiométrica (capítulo V). Entre los yacimientos primitivos se cuentan Isernia, en Italia (0,7 millones de años) y Vertésszöllös en Hungría y Aragó en Francia (con una antigüedad en ambos casos algo superior a los 300.000 años). Esos tres yacimientos contienen conjuntos de raspadores. Los yacimientos acheulenses europeos se inician poco después de 500.000 años atrás. Existen muchos yacimientos posteriores famosos, entre los cuales Terra Amata (en Francia), Torralba y Ambrona (en España) y Swanscombe y Hoxne (en Inglaterra).

Muchas industrias acheulenses de África, Europa y Asia tienen nombres locales que se refieren a expresiones étnicas locales para designar un mismo tipo de tecnología. Por encima de todo, no obstante, la continuidad de las formas a lo largo de un vasto período de tiempo y a lo ancho de una inmensa área geográfica resulta más notable que las variaciones locales.

Cuando las primeras poblaciones de *Homo erectus* dejaron África y empezaron a establecerse a través de Eurasia llevaron consigo sus conocimientos tecnológicos. Sin embargo existe una curiosa pauta, que fue destacada por primera vez por Hallam Movius en los años cuarenta. Aunque los conjuntos acheulenses se encuentran a través de buena parte de Europa y Asia occidental son ausentes o raros en Asia Oriental y Suroriental. Los conjuntos de herramientas de piedra al este de la denominada línea de Movius son agregados de raspadores (no bifaciales). Son muchas las explicaciones propuestas para dar cuenta de este fenómeno. El propio Movius consideró que los homínidos orientales presentarían un retraso en su desarrollo evolutivo. En 1949 afirmaba que aquellas gentes podrían no haber jugado «un papel vital y dinámico en la evolución temprana de la humanidad».

Algunos estudiosos piensan que dicha distribución es simplemente el resultado de la carencia de materias primas adecuadas para confeccionar las grandes bifaces al este de la línea de Movius. Otros sugieren, en cambio, que es el resultado de una división de la tradición cultural y que no tienen ningún significado funcional o tecnológico mientras que otros, aún, sospechan que es el reflejo de diferencias fundamentales. Por ejemplo, el antropólogo de la Universidad de Cambridge, Robert Foley hace la provocadora sugerencia de que el fenómeno es parte de una pauta más amplia cuyo

discernimiento compete a las primeras etapas de la historia humana. Sugiere que hasta la emergencia de los humanos modernos las habilidades tecnológicas deberían ser consideradas como un aspecto de la biología básica, una característica conductual de una especie y no una respuesta flexible a necesidades u oportunidades ambientales. Las características de las industrias líticas parecen cambiar en el mismo sentido que las características anatómicas, dice: «es decir son conservadoras y mantenidas durante períodos de cientos o miles de años y distribuidas a escala continental. Además sus pautas de variabilidad espacial y temporal parecen covariar con la morfología homínida».

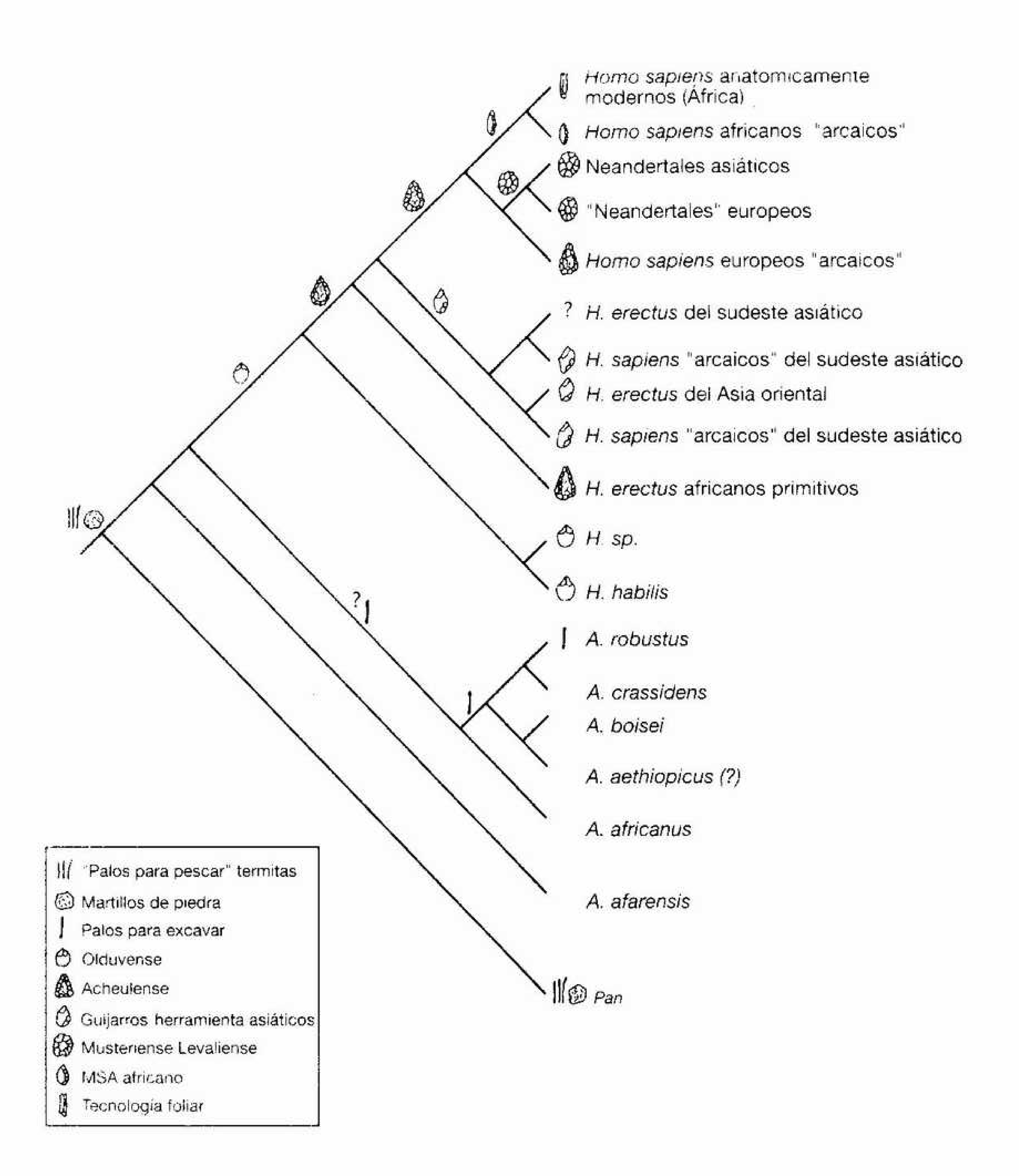


Distribución de conjuntos bifaciales y no bifaciales. Durante la última parte del Paleolítico Inferior los homínidos se expandieron, más allá de Africa, hacia Eurasia. Ello significó, sin embargo, una distribución desigual de los conjuntos de herramientas. Mientras que los utensilios acheulenses (bifaces) cubren buena parte de Europa y Asia Occidental, virtualmente sólo se encuentran agregados de raspadores (no bifaciales) en Asia Oriental y Sudoriental. La línea que separa ambos conjuntos se conoce como línea de Movius.

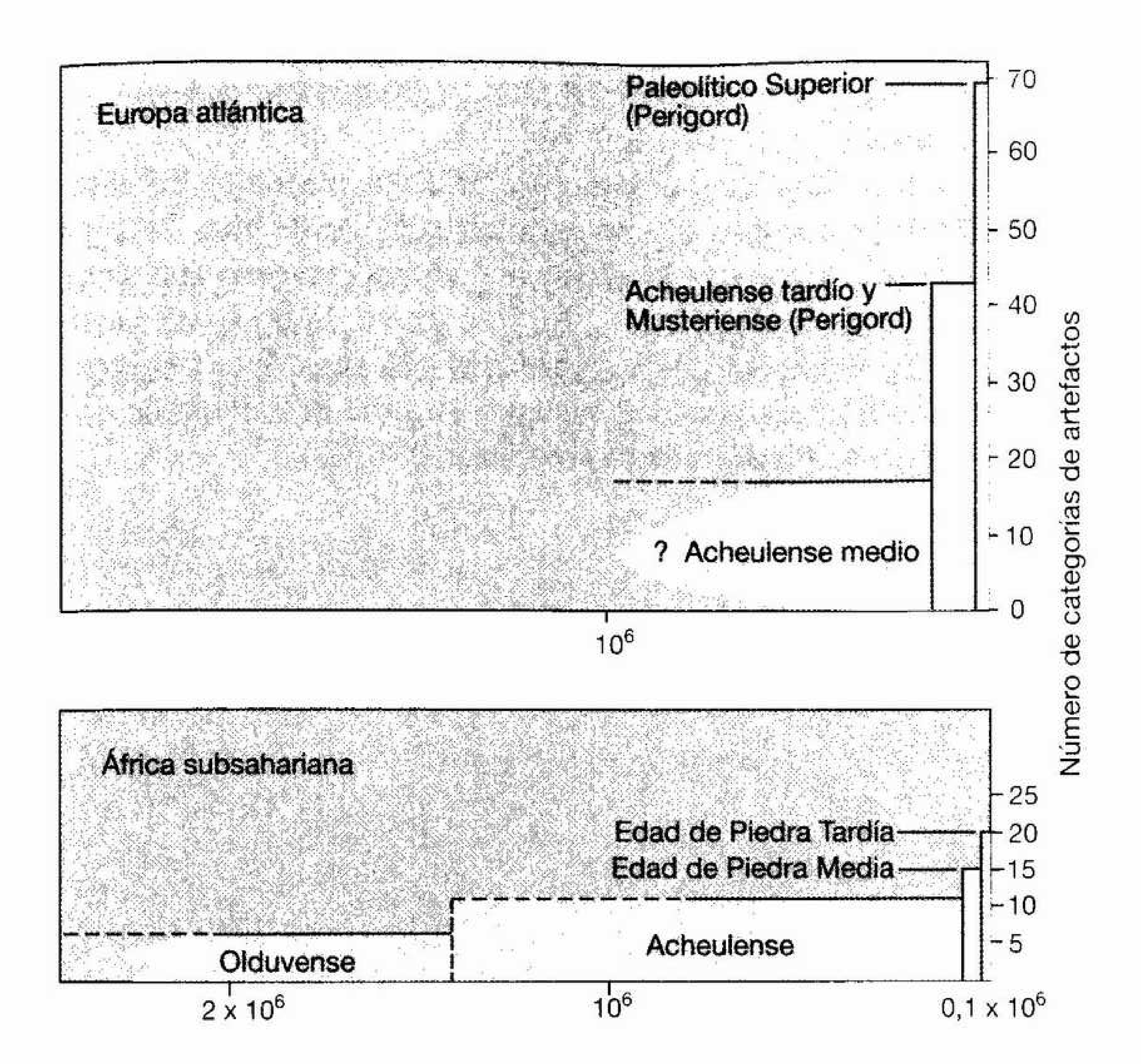
Los australopitecinos, sugiere Foley, no fueron fabricantes de herramientas de piedra; *Homo habilis* fue el responsable de la industria olduvense; los *Homo erectus* africanos primitivos produjeron las formas acheulenses primitivas; los *Homo erectus* del este y del sudeste asiático, deberían ser vistos como algo distinto a los de África y Europa (capítulo XXIII) y su tecnología es una variante de los complejos de rascadores). En Europa, los *sapiens* arcaicos y los Neandertales pueden ser considerados distintos y productores de tecnologías separadas; y la innovación que lideró la Edad de Piedra Tardía, la producción de finas hojas, llega, en África, con la evolución de los modernos *Homo sapiens.* Aunque muchos considerarían como extrema la idea de «una especie, una herramienta», Foley sugiere que esta perspectiva sitúa la arqueología paleolítica «en la misma perspectiva biológica que la evolución de los homínidos».

Otra explicación de la existencia de la separación entre la tecnología acheulense y la de los conjuntos de rascadores lo largo de la línea de Movius es que las gentes del África Oriental y Suroriental explotaron otras materias primas, lo que hacía innecesaria la utilización de hachas de mano. Por ejemplo, el arqueólogo de la Universidad de Illinois, Geoffrey Pope pudo haber sido utilizado extensivamente por las gentes del Paleolítico Inferior al este de la línea. Pope señala que no sólo se trata de una región rica en bambú sino que dicho material es extremadamente versátil como materia prima, utilizada en el mundo moderno para aplicaciones tan diversas como la construcción de muebles, andamios y velámenes. Simplemente, con bambú pueden hacerce cuchillos eficaces lo que pudo haber obviado la necesidad de hacer hachas de mano, lo cual exige más trabajo y materias primas menos abundantes.

La función de las hachas acheulenses ha sido largamente discutida, en un debate que a veces ha estimulado las suposiciones más improbables, como que fueran proyectiles letales, instrumentos arrojadizos como forma de matar a las presas. Entre las sugerencias más prosaicas cabe incluir su uso como hachas o cuchillos pesados. El arqueólogo de la Universidad de Indiana, Nicholas Toth encontró, en estudios experimentales realizados, que las hachas de mano (y los hendedores) resultaban muy eficaces para cortar



Una especie, una herramienta. Antes del origen de los humanos modernos, las industrias líticas cambiaron poco y lentamente, una reminiscencia de la evolución morfológica de los propios homínidos. Se ha dicho que las capacidades tecnológicas estaban muy determinadas biológicamente, de manera que cada uno dio lugar a un conjunto de herramientas de piedra, los cuales son característicos de las especies.



Incremento de la progresión de nuevas tecnologías. La emergencia de nuevas tecnologías líticas a un ritmo cada vez más acelerado estuvo acompañada a lo largo del tiempo por un gran incremento en el número de útiles distintos que incluían tales culturas.

cueros duros, como el de los elefantes. La combinación de peso y márgenes relativamente agudos les confiere una mayor eficacia que a las ubicuas, pequeñas y agudas lascas. Los estudios de microdesgaste llevados a cabo por Lawrence Keeley, de la Universidad de Illinois, revelan que las hachas de mano fueron usadas para muchas funciones sobre carne, hueso, madera y cuero. El hacha de mano acheulense pudo haber sido el cuchillo del ejército suizo del Paleolítico Inferior.

El final de la industria acheulense, que tuvo lugar, en todo el Viejo Mundo, hace 200.000 años supuso el fin de unos conjuntos de herramientas de piedra que se caracterizan por estar formados por pocos tipos distintos de útiles y por atesorar una enorme longevidad. Tanto la olduvense como la acheulense se prolongaron durante más de 1 millón de años y ambas tienen una docena o

menos de útiles identificables. El final de la industria acheulense marca el fin del Paleolítico Inferior (Edad de Piedra Temprana), que fue seguido por las industrias del Paleolítico Medio (Edad de Piedra Media), período que se extiende sólo desde hace 200.000 años hasta hace unos 40.000 años y que incluye muchos más tipos identificables de herramientas. Durante este período se iniciaron algunas innovaciones técnicas reales, pero incluso éstas han quedado ensombrecidas por lo que siguió durante el Paleolítico Superior (Edad de Piedra Tardía) (capítulo XXVII).

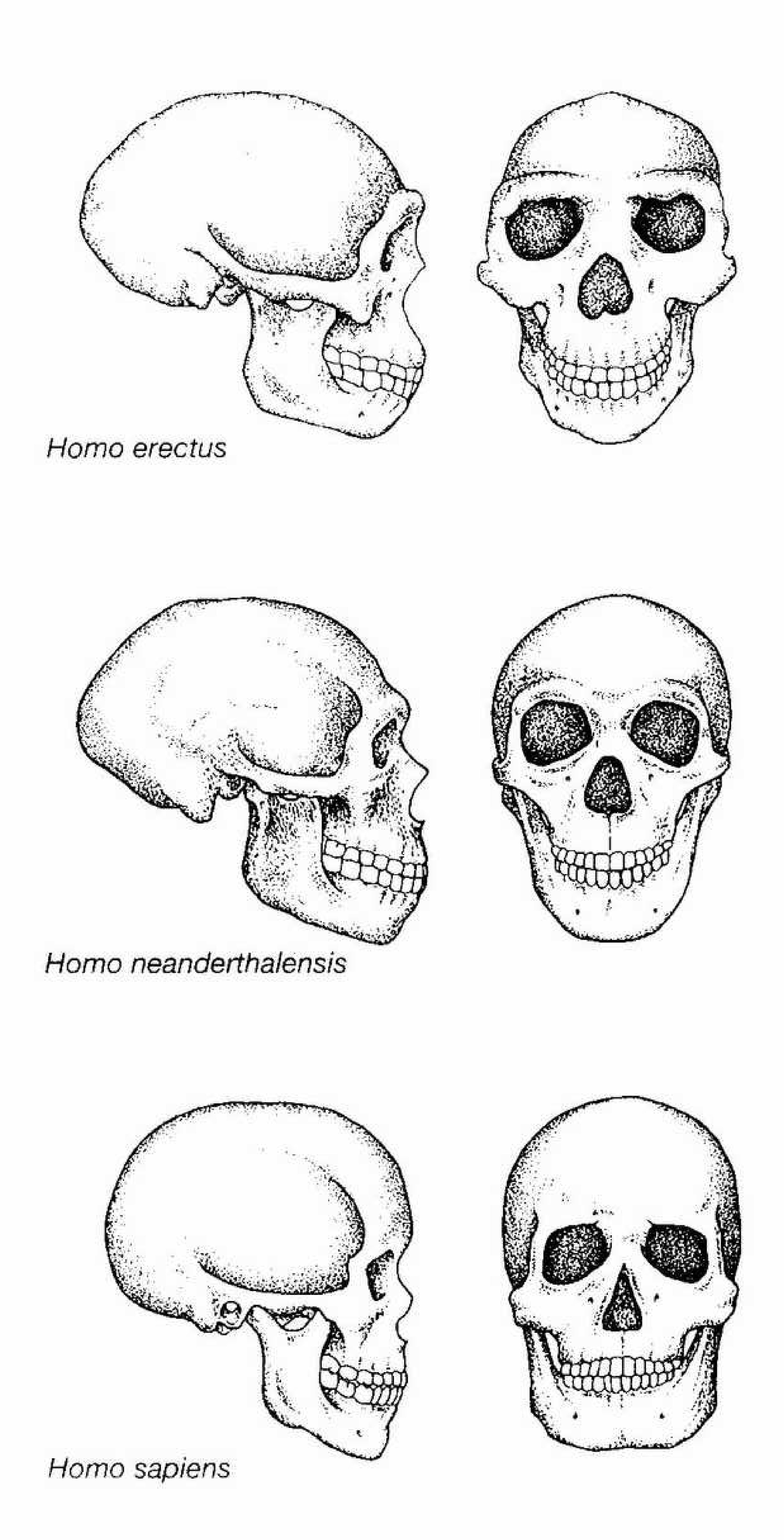
LOS HUMANOS MODERNOS A LA VISTA

XXV. EL ORIGEN DE LOS HUMANOS MODERNOS

El origen de los humanos anatómicamente modernos es desde hace tiempo un tema central de la paleoantropología, ligado como está con el destino de una de las caricaturas favoritas para cualquiera del hombre de las cavernas, los neanderthales. Anatómicamente hablando el cambio evolutivo desde alguna clase de antecesores *Homo erectus* hasta *Homo sapiens* ha implicado la disminución de la robustez del esqueleto y dentaria, la modificación de determinados rasgos anatómicos funcionales —particularmente locomotores— y un aumento del volumen cerebral. Desde un punto de vista conductual, la transición aportó un aumento de la precisión tecnológica en la fabricación de herramientas, estrategias de consecución de alimento más eficaces y la expresión artística (véase los capítulos XXVII y XXX).

Puede decirse, de forma genérica, que a lo largo de las últimas décadas se han formulado dos hipótesis opuestas para explicar la transición hacia los humanos modernos cada una de las cuales se ha visto engalanada con un soporte mayoritario en momentos distintos en la medida en que los hechos y las teorías han hecho cambiar las opiniones antropológicas. Una de ellas contempla el proceso como el resultado de una profunda transformación filética, la otra como un localizado evento de especiación (véase el capítulo IV).

La primera, denominada modelo en candelabro por William Howells de la Universidad de Harvard propone que las poblaciones ancentrales de *Homo erectus* de todo el mundo evolucionaron, gradual e independientemente hacia *Homo sapiens* arcaicos, y posteriormente hasta humanos plenamente modernos. Paladines



La comparación de *Homo sapiens neanderthalensis* con *Homo erectus* y *Homo sapiens sapiens* muestra que el primero reúne caracteres de los otros dos. La robustez del neandertal que se observa también en el esqueleto postcraneal, imita la apariencia física de *Homo erectus*, su presunto antecesor. El enorme cerebro de los neandertales que supera ligeramente al de *Homo sapiens sapiens*, es considerado un carácter moderno. Lo peculiar de los neandertales es la exagerada proyección hacia adelante de la cara. (Por cortesía de Luba Gudz.)

recientes de este modelo han hecho hincapié en la importancia del flujo genético entre las distintas poblaciones geográficas que habría hecho que avanzaran hacia la modernidad no de forma independiente sino de forma conjunta como en una red genética a lo ancho de vastas extensiones geográficas y a lo largo de considerables períodos de tiempo. Este modelo considera esencialmente orígenes múltiples de *Homo sapiens* y no necesariamente migraciones. En este caso los neandertales son considerados como versiones europeas de *sapiens* arcaicos y por ello a veces este modelo ha recibido el nombre de hipótesis de la fase neandertal. Una consecuencia de esta extensa transformación filética sería que las modernas poblaciones geográficas tendrían muy profundas raíces genéticas, porque habrían empezado a separarse unas de otras hace mucho tiempo, quizá incluso un millón de años.

La segunda hipótesis, que Howells denominó modelo del Arca de Noé contempla un origen geográficamente discreto, seguido de una migración hacia el resto del Viejo Mundo. Es decir, al contrario que en el caso del modelo en candelabro, se trata aquí de un origen único y de una amplia migración. Aquí las modernas poblaciones geográficas tendrían raíces genéticas superficiales porque se habrían originado a partir de un acontecimiento de especiación acaecido en época relativamente reciente.

Si el modelo en candelabro fuera correcto, entonces debería ser posible encontrar en las poblaciones modernas ecos de los rasgos anatómicos que se remontan en el pasado hacia la prehistoria: lo que se conoce como continuidad regional. Además la aparición en el registro fósil de humanos avanzados es de esperar que ocurra, en este caso, más o menos simultáneamente en todo el mundo. Por el contrario el modelo del Arca de Noé predice poca continuidad regional y la aparición de humanos modernos en una localidad antes de su difusión a otras.

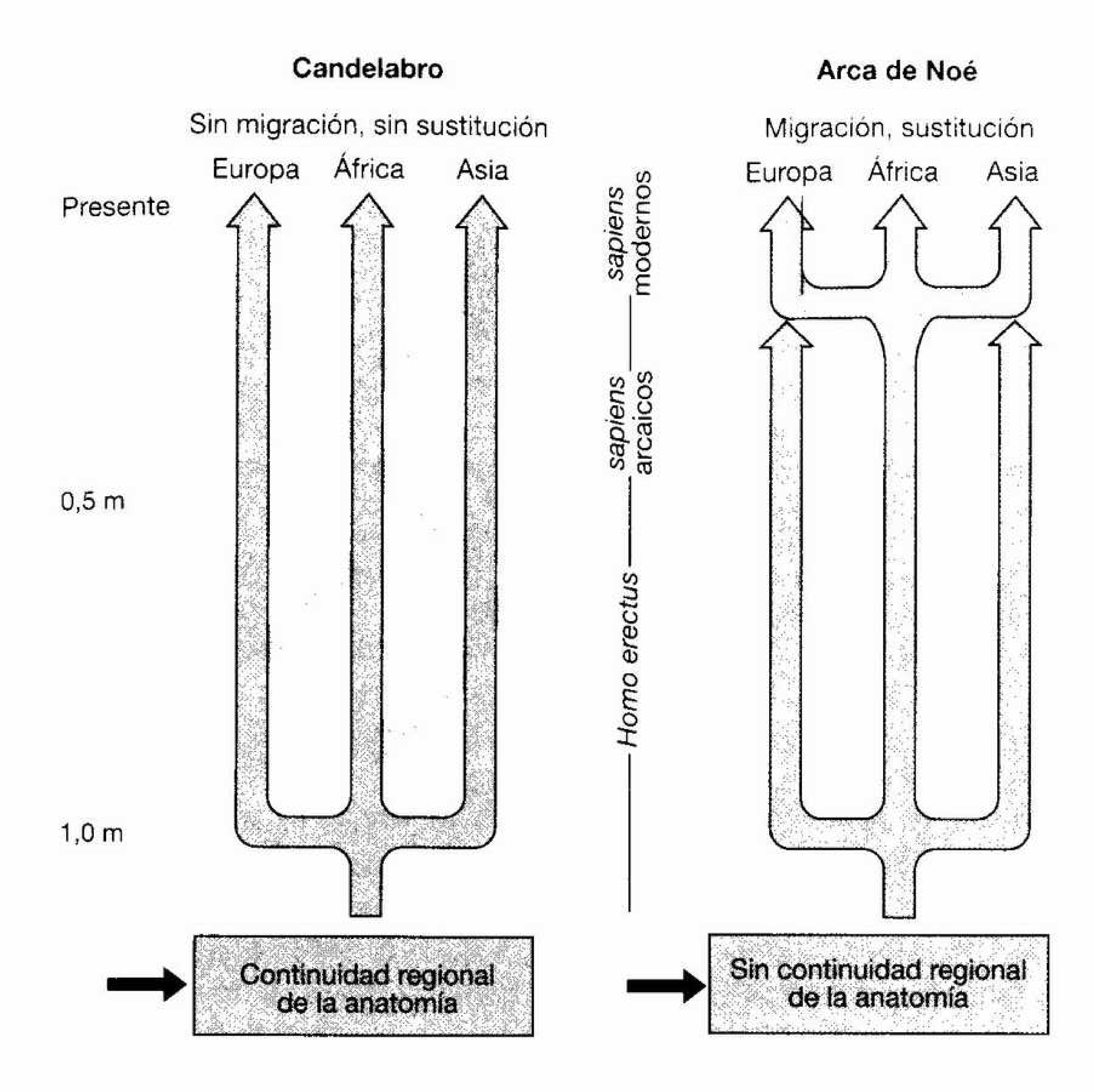
Tal como los acabamos de presentar estos modelos representan, como es obvio, dos extremos siendo posible considerar situaciones intermedias. Por ejemplo, pudo haberse dado un origen geográfico único, tal como predice el modelo del Arca de Noé pero seguido de migraciones por medio de las cuales los recién llegados se habrían entrecruzado con poblaciones localmente establecidas de *sapiens* arcaicos. También podría haber existido un

flujo genético entre las distintas poblaciones geográficas mucho más extenso de lo que supone un modelo estricto en candelabro, originándose así una más estrecha continuidad genética entre poblaciones. En ambos casos el resultado sería una separación mucho menos clara en el registro fósil.

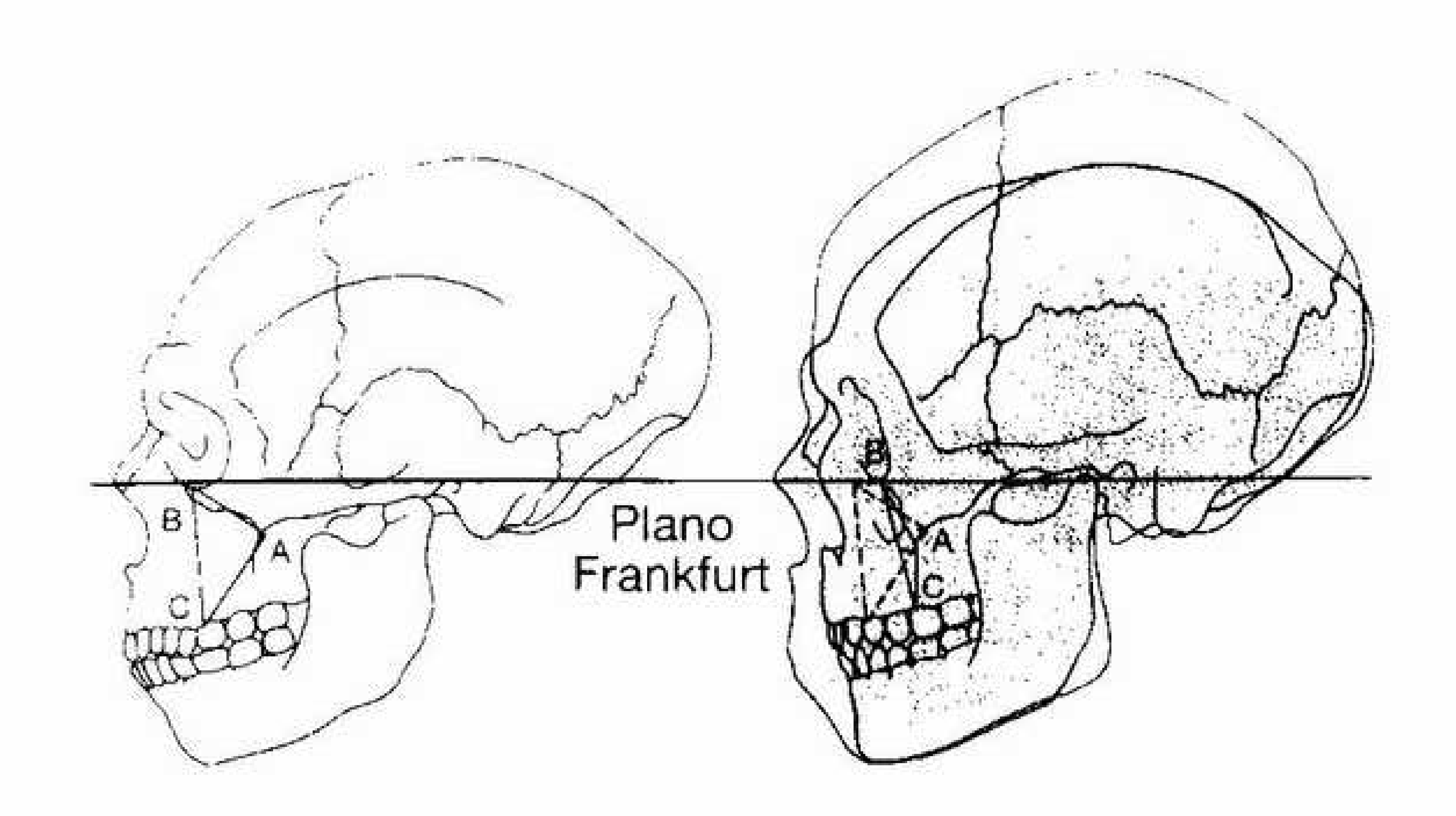
Hasta hace relativamente poco tiempo existía un fuerte estado de opinión entre los antropólogos a favor de una extensiva continuidad regional. Además, Europa occidental tendía a dominar las discusiones, por varias convincentes razones. Primero, el mejor fósil de la era pre-moderna inmediata hallado procede de esta parte del mundo: concretamente, los restos de más de 300 individuos neandertales proceden de yacimientos de Europa occidental y del Próximo Oriente. En segundo lugar, existen numerosos espléndidos yacimientos arqueológicos que, además, parecen documentar la transición desde las tecnologías de fabricación de herramientas premodernas, del Paleolítico Medio hasta las tecnologías, en el Paloelítico Superior, más extensivas y más sofisticadas de los humanos modernos, unos 32.000 años atrás (capítulo XXVII). Por último, las cuevas, espectacularmente pintadas, del sur de Francia y norte de España deslumbraban a los investigadores en su creencia de que todos los acontecimientos relativos al origen del *Homo sapiens* se habrían producido en Europa.

Las pruebas relativas al origen de los humanos relativamente modernos se han extendido considerablemente en los últimos años e incluyen actualmente datos procedentes de la biología molecular así como fósiles. Aunque subsiste todavía una gama de interpretaciones diversas de las evidencias fósiles se ha producido un claro sesgo en favor de algún tipo de versión del modelo del Arca de Noé. Y los datos procedentes de la biología molecular —especialmente el mapado y el secuenciado de los genes nucleares y del ADN mitocondrial— apoyan dicho modelo. En lugar de un acontecimiento acaecido en el período comprendido entre los 35.000 y los 45.000 años atrás, el origen de *Homo sapiens* es ampliamente considerado en la actualidad como algo que ocurrió más de 100.000 años atrás, de acuerdo tanto con las pruebas fósiles como con las procedentes de la biología molecular.

Las raíces de los neandertales pueden ser rastreadas hasta más de 250.000 años atrás, con la «clásica» anatomía neandertal ya fir-



Dos interpretaciones del origen de los humanos modernos. Estos diagramas representan los extremos del debate acerca del origen de los humanos modernos. El modelo en candelabro (a la izquierda) presenta las poblaciones humanas modernas de todo el globo como los descendientes geográficos directos de las poblaciones de *Homo erectus* que salieron de África hace un millón de años. Así los *Homo erectus* asiáticos dieron lugar a los *Homo sapiens* asiáticos, los *Homo erectus* europeos dieron lugar a los *Homo sapiens* europeos, etc. El modelo en candelabro se caracteriza por una continuidad regional de características anatómicas. En el modelo Arca de Noé, las migraciones de *Homo erectus* a partir de África que tuvieron lugar hace 1 millón de años establecieron poblaciones por todo el mundo que fueron sin embargo reemplazadas por migraciones recientes de humanos anatómicamente modernos, que también emigraron desde África. En este modelo no existe continuidad geográfica. La mayoría de los antropólogos dan soporte a modelos más o menos intermedios entre ambos extremos.



Comparación del cráneo del neandertal con el cráneo de un humano moderno. El triángulo en el cráneo del neandertal (izquierda) muestra la relación espacial entre el borde anterior del primer molar (C), el borde inferior del pómulo (A) y el borde superior de este mismo hueso (B). Dibujada una relación similar en un cráneo humano moderno (derecha, con un perfil del neandertal sombreado), el triángulo resulta mucho más plano, lo que ilustra la significativa prominencia de la cara del neandertal.

memente establecida unos 125.000 años atrás, geográficamente restringidos a Eurasia, específicamente en la zona comprendida entre Europa Occidental y el Próximo Oriente. Los neandertales fueron, al igual que *Homo erectus* y otras formas arcaicas de *sapiens*, muy robustos esqueléticamente y fuertemente musculados, pero se caracterizaron por una región medio facial extremadamente prominente —como si alguien tomara una careta de goma y estirara el hocico hacia adelante. El tamaño del cerebro de los neandertales era igual o ligeramente superior al promedio moderno.

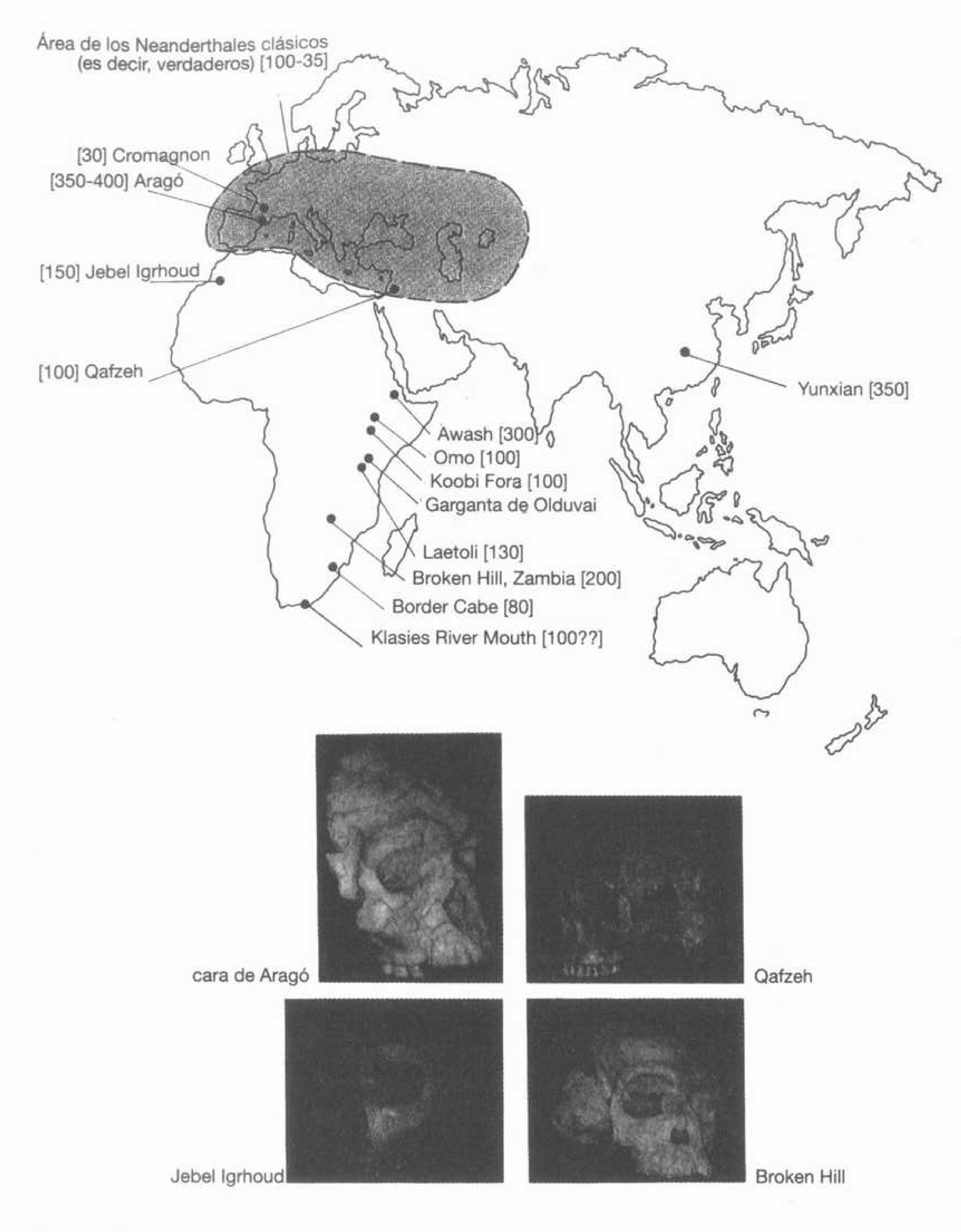
Se han propuesto diversas explicaciones para dar cuenta de la arquitectura medio facial de los neandertales, entre las cuales una adaptación a la inhalación de aire frío que podría así calentarse a su paso por unas cavidades nasales mayores; un medio para condensar, y conservar por tanto, la humedad del aire expirado o, incluso, una consecuencia en la región facial de las fuertes presiones masticatorias centradas sobre la parte frontal de la mandíbula.

La pelvis neandertalense también resulta muy característica, tanto que la de un espécimen incompleto que presentaba un canal pélvico desacostumbradamente ancho hizo adelantarse al antropólogo de la Universidad de Nueva México, Erik Trinkaus a postular que en esta especie la gestación era larga y que la criatura al nacer era mayor que en los humanos modernos. Sin embargo, cuando en 1987 vio la luz un espécimen más completo —procedente de Kebara, en Israel— se comprobó que no es que el canal pélvico sea desacostumbradamente ancho sino que el hueso púbico es extraordinariamente largo.

Este y otros varios rasgos no presentes en la pelvis humana moderna apoyan la cada vez más popular conclusión de que los neandertales representan un callejón sin salida en la evolución humana y no un estadio en el camino hacia *Homo sapiens*. Es en base a ello que se argumenta para desposeer a los neandertales de su estatus subespecífico como *Homo sapiens neanderthalensis* y volver en su lugar a la denominación *Homo neanderthalensis*.

De acuerdo con sus últimas apariciones en el registro fósil, los neandertales desaparecieron en una ola que se desplaza de este a oeste hace entre 50.000 y 32.000 años. La mayoría de los estudiosos piensan ahora que tal desaparición es una extinción como consecuencia de una sustitución —al menos en el oeste— por la llegada de humanos anatómicamente modernos cuya anatomía global es característica de una adaptación ecuatorial, y no de una adaptación al frío. La completa sustitución de una población por otra no necesariamente hubo de ser —como se había considerado— un proceso dramático, tal como ha calculado Ezra Zubrow, de la State University de Nueva York, en Búfalo. Una ventaja de subsistencia de sólo un 1 por ciento a favor de los humanos modernos, produciría la sustitución total en 30 generaciones, es decir un milenio. Sin embargo algunos investigadores piensan que el entrecruzamiento tuvo lugar, lo que habría infundido algunos caracteres neandertales en las poblaciones modernas.

Además de los neandertales clásicos, las pruebas fósiles inmediatamente más relevantes en relación al origen de los humanos modernos se han encontrado a lo largo de Europa, Asia, Australasia y África, y retroceden en el tiempo hasta 300.000 años de antigüedad. La mayoría de estos fósiles —principalmente cráneos desigualmente incompletos— presentan un mosaico de caracteres de *Homo erectus* y de *Homo sapiens* y reciben el nombre genérico de *sapiens* arcaicos. Los neandertales son una forma de *sapiens* arcaicos. Es en estos fósiles en donde se buscan los signos de conti-



Los orígenes de los humanos modernos. El mapa muestra la distribución geográfica (y la edad en miles de años) de algunos de los fósiles importantes para puntear el origen de los modernos humanos anatómicamente hablando. El área sombreada representa la distribución de los Neanderthales clásicos. Yacimientos clave son Border Cave y Klasies River Mouth Cave, en África del Sur, y Qafzeh, en Israel. Con especímenes que son indudablemente modernos en la forma, estos yacimientos están datados con 80.000, 100.000 y 100.000 años de antigüedad, respectivamente; una antigüedad de más de 100.000 es la que se considera para el origen de los humanos modernos, probablemente en el África subsahariana.

nuidad regional que puedan ser rastreados hasta las poblaciones modernas.

Así por ejemplo, Milford Wolpoff de la Universidad de Michigan y Alan Thorne de la Australian National University argumentan en favor de una tal continuidad anatómica entre las poblaciones australasiáticas y entre las chinas. Citando diferentes caracteres, Fred Smith de la Northern Illinois University cree haber encontrado un buen caso de continuidad regional en Europa y quizá en el Norte de África. En cambio quienes sostienen el modelo de sustitución argumentan que, en la mayoría de los casos, los caracteres anatómicos citados como indicadores de continuidad regional son primitivos (véase el capítulo VII) y por tanto no pueden ser usados para unir, de forma específica, poblaciones geográficas concretas a lo largo del tiempo. Entre aquellos estudiosos que destacan por sostener este tipo de argumentaciones merecen mención Peter Andrews y Christopher Stringer del Natural History Museum, en Londres.

¿Si las poblaciones arcaicas de *sapiens* no eran parte de una transformación filética general hacia *Homo sapiens*, entonces qué eran? Es posible que representen varias especies distintas, como sostiene Ian Tattersall, del American Museum of Natural History de Nueva York. Esta no es una noción popular pero es innegable que este grupo de fósiles es una especie de cajón de sastre.

La anatomía ecuatorial de los primeros humanos modernos en Europa está presumiblemente relacionada con su origen: ¿África? Existen yacimientos del norte, este y sur del continente con especímenes de modernidad anatómica y antigüedad geológica diferentemente cuestionadas. Quizá uno de los mejor aceptados en ambos aspectos sea Klasies River Mouth, en África del Sur. «Los fósiles de este yacimiento son totalmente modernos a todos los respectos observables», ha comentado Richard Klein de la Universidad de Chicago, «incluyendo la presencia de un mentón fuertemente desarrollado». La datación de 100.000 años tiene sólidos anclajes. ¿Significa esto que los *Homo sapiens* modernos se originaron por un evento de especiación en África del Sur, que sus poblaciones migraron hacia el norte y que eventualmente penetraron en Eurasia? Se trata de una buena posibilidad, pero un fósil clave al respecto es el que procede de una cueva del flanco su-

roccidental del monte Qafzeh, en Israel. Indudablemente moderno en su anatomía, la edad del cráneo de Qafzeh ha sido puesta en duda durante años, aunque recientemente se le han asignado 100.000 años de antigüedad. Si dicha edad es correcta ello implica como mínimo que los humanos anatómicamente modernos y los neandertales se superpusieron —si es que no coexistieron directamente— en esta parte del mundo durante, por lo menos, 50.000 años. Y además podría implicar que los humanos modernos se hubieran originado en el Norte de África, desde donde se habrían extendido hacia el norte y hacia el sur. Algo que sólo se podrá establecer cuando tengamos más fósiles firmemente datados de esta parte del mundo.

Globalmente, pues, existen fuertes indicios para aceptar el modelo de la sustitución para Europa occidental, mientras que para el resto del mundo el tema sigue sin estar resuelto. Con todo, la posible aparición primera de los humanos anatómicamente modernos en África, antes que en Europa y, probablemente, Asia, apoya el modelo del Arca de Noé. El grado de entrecruzamiento que pudo haber tenido lugar entre las poblaciones invasoras de humanos anatómicamente modernos y las poblaciones preexistentes de *sapiens* arcaicos es algo que en principio puede ser elucidado por los datos procedentes del estudio del ADN mitocondrial.

Las pruebas de la biología molecular procedentes del mapado y de la secuenciación del ADN nuclear permiten derivar dos conclusiones principales: la primera tiene que ver con la profundidad de nuestras rutas o raíces genéticas y la segunda se refiere a la posible localización del origen de los humanos anatómicamente modernos.

La cantidad de variación genética entre todas las poblaciones humanas modernas es sorprendentemente pequeña e implica un origen reciente a partir de un antepasado común para todos nosotros. El argumento de que la variación genética entre poblaciones ampliamente separadas ha sido homogeneizada por flujo genético (entrecruzamiento) simplemente no se sostiene, argumenta el genetista de poblaciones Shahin Rouhani, del University College de Londres, quién ha calculado, por ejemplo, que serían necesarios casi medio millón de años para que un gen ventajoso atravesara desde África del Sur hasta China mediante un proceso normal de



La calavera de Petralona: procedente de una cueva en Grecia y datada entre 230.000 y 200.000 años de antigüedad. Aunque la cara está parcialmente erosionada, el cráneo muestra ser un mosaico de rasgos de *Homo erectus* y de *Homo sapiens*. Por ejemplo, los arcos superciliares son antiguos, mientras que el cráneo grandes una evidencia de un moderno desarrollo.

flujo genético. Rouhani señala que, en general, la genética de poblaciones teórica no permite sostener la noción de transformación filética en el caso de poblaciones tan ampliamente dispersas como los homínidos del Pleistoceno Medio.

Aunque la variación genética entre las poblaciones mundiales es, en su conjunto pequeña, es máxima entre las poblaciones africanas, lo que implica que son las que llevan más tiempo establecidas. Sin embargo, los datos procedentes del gen de la beta-globina implican que los humanos anatómicamente modernos que migraron fuera de África pasaron por un cuello de botella, de acuerdo con James Wainscott y sus colegas de la Universidad de Oxford. Los datos del laboratorio de Wainscott han sido corroborados por los de otros varios laboratorios en apoyo del modelo del Arca de Noé, con África como origen.

Una consecuencia de situar el origen de *Homo sapiens* 100.000 o más años atrás es un claro desajuste entre la moderna anatomía y el comportamiento moderno. Las tecnologías modernas de fa-

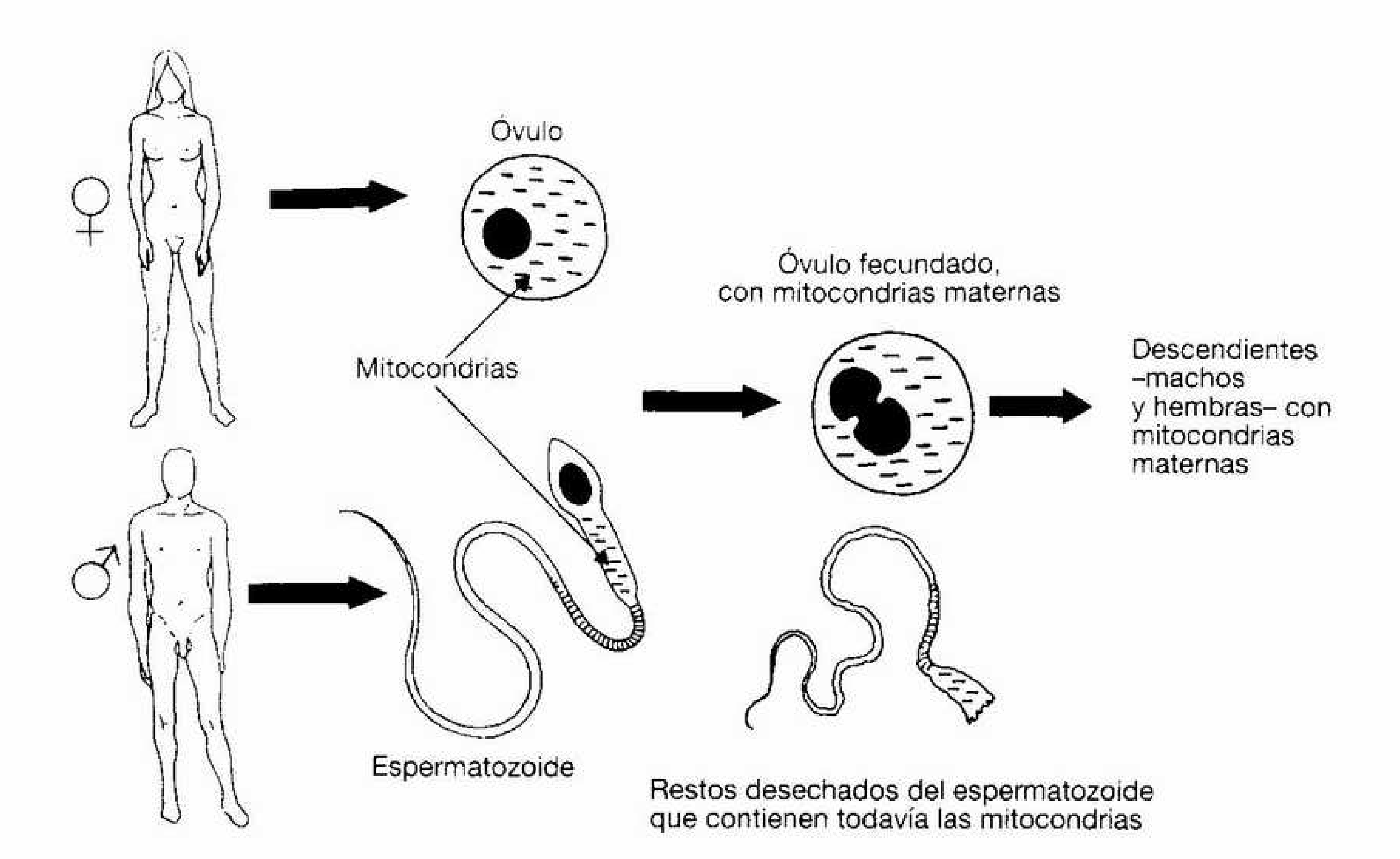
bricación de herramientas —Paleolítico Superior en Europa, Edad de Piedra Tardía, en África— tienen lugar entre 40.000 y 10.000 años atrás, mucho después del origen de la especie responsable de la misma (capítulo XXVIII). Queda por descubrir qué significa este aparente desajuste en términos de prehistoria humana. Si la anatomía y la conducta están verdaderamente desajustadas entonces ya no es posible seguir aduciendo las evidencias arqueológicas como una señal del origen de los humanos modernos. De otra forma la modernidad de algunos de los humanos anatómicamente modernos «clave» puede haber sido exagerada, y los humanos auténticamente modernos haber aparecido más tarde. O quizá es que las evidencias arqueológicas halladas en África siguen siendo demasiado pobres para reflejar una primera transición, que podría haber coincidido con la aparición de los humanos anatómicamente modernos, tal como se interpreta comúnmente.

XXVI. EVA MITOCONDRIAL

En los últimos años uno de los temas más controvertidos en relación con el origen de los humanos modernos es el que se conoce como Eva mitocondrial. Basada en cierto tipo de evidencias genéticas, Eva mitocondrial representa la hipótesis de que los humanos modernos puedan ser relacionados hacia atrás hasta una población ancestral que vivió en época relativamente reciente en África, hace unos 150.000 años; la hipótesis sugiere también que los descendientes de aquella población ancestral emigraron hacia el resto del Viejo Mundo, sustituyendo por completo las poblaciones locales preexistentes de humanos arcaicos. La hipótesis de la Eva mitocondrial es el equivalente genético de la hipótesis «fuera de África», basada en evidencias fósiles (capítulo XXV).

La hipótesis ha devenido controvertida por dos motivos. En primer lugar porque la propuesta de una completa sustitución de las poblaciones arcaicas locales por humanos modernos venidos de fuera puede parecer demasiado extrema y, para algunos, totalmente indigerible. La hipótesis «fuera de África», basada en evidencias fósiles, nunca fue formulada de una forma tan radical y dejaba la puerta abierta a algún grado de mezcolanza genética entre las poblaciones modernas y arcaicas. En segundo lugar porque después del estudio publicado en 1991 que decía demostrar que los principios de la hipótesis eran, estadísticamente hablando, altamente significativos, se descubrió que el análisis de los datos había sido inadecuado y que no se podía seguir afirmando que las conclusiones de la hipótesis fueran estadísticamente significativas. Eva mitocondrial, se dijo, había muerto. Una conclusión prematura, como Mark Twain podría haber dicho.

Este capítulo examinará las bases de la hipótesis de la Eva mi-



Modelo de herencia. A diferencia del ADN nuclear que heredamos la mitad de nuestra madre y la mitad de nuestro padre, el ADN mitocondrial es transmitido únicamente por las hembras. La razón es que cuando el espermatozoide fecunda el óvulo, aquel deja atrás todas sus mitocondrias, de manera que el feto al que darán lugar hereda únicamente las mitocondrias contenidas en el óvulo materno.

tocondrial, sus fundamentos y sus puntos débiles. Y también deberemos prestar atención a otras evidencias relacionadas con el tema.

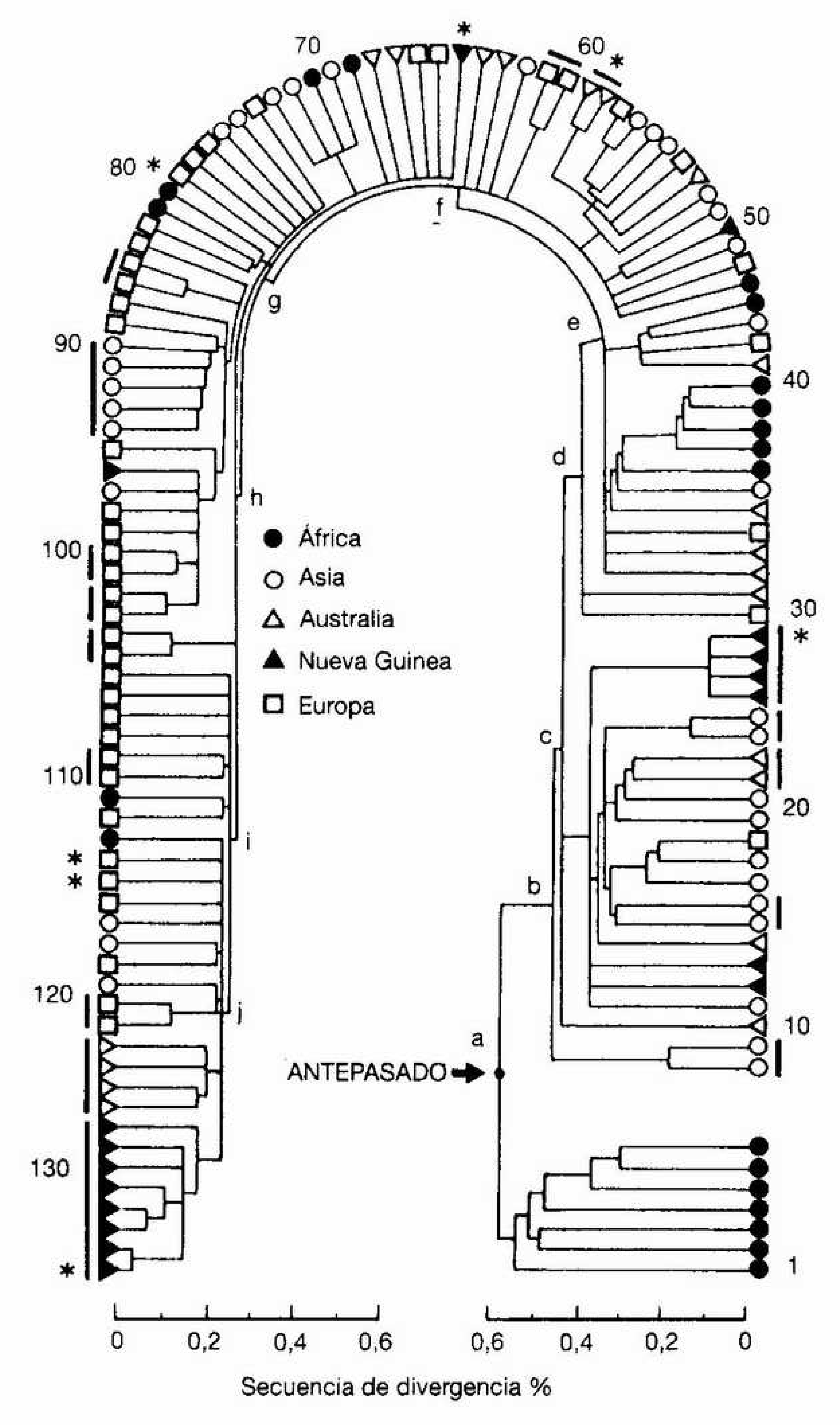
De la misma manera que las evidencias moleculares han desempeñado un papel fundamental para el conocimiento de los inicios de la familia de los homínidos (capítulo X) también podrían aplicarse, en principio, a su historia más reciente. Sin embargo debido a que esta historia más reciente cubre inevitablemente un período de tiempo corto —no más largo que el último millón de años— los datos genéticos convencionales resultarían menos útiles que aquellos que nos han permitido destacar el momento de divergencia entre los homínidos y los simios, hace por lo menos 5 millones de años. Los genes del núcleo celular acumulan mutaciones a un ritmo más bien lento y por tanto tratar de inferir la historia reciente de las poblaciones a partir de tales mutaciones resulta difícil, debido a la relativa pobreza de la información disponible. Sin embargo un ADN que acumulara mutaciones a una

tasa mucho mayor podría constituir una información adecuada para leer la historia reciente de las poblaciones. Esto es precisamente lo que ofrece el ADN mitocondrial.

Las mitocondrias, los pequeños orgánulos responsables del metabolismo energético de la célula, contienen numerosas copias de un filamento circular de ADN constituido por 16.569 nucleótidos. Este genoma mitocondrial codifica para 37 genes y acumula mutaciones a una velocidad promedio 10 veces superior a la del ADN nuclear. De ahí que el ADN mitocondrial cumpla un primer criterio de utilidad para poder discernir la historia reciente de las poblaciones humanas, aunque un segundo criterio aumenta dicha utilidad. A diferencia de los genes nucleares del individuo, que son una combinación de genes procedentes de ambos progenitores, el genoma mitocondrial procede únicamente de la madre (excepto en circunstancias inusuales). Debido a este modo de herencia materna no existe recombinación entre los genes maternos y paternos, algo que a veces enborrona la historia del genoma que tratan de leer los genetistas. Así que potencialmente el ADN mitocondrial ofrece una poderosa vía para inferir la historia de las poblaciones, sin que se vea empañada por la bruma de la recombinación.

Durante más de una década los biólogos han estado utilizando datos procedentes del ADN mitocondrial para desvelar la historia de las poblaciones de numerosas especies y sólo en su aplicación a la historia de las poblaciones humanas recientes se ha producido una controversia significativa.

Dos laboratorios empezaron a explorar inicialmente la evolución humana reciente utilizando para ello el ADN mitocondrial, el de Allan Wilson en Berkeley y el de Douglas Wallace entonces en la Universidad de Stanford pero ahora en la Emory University, Atlanta. Una de las primeras observaciones significativas procedentes de este trabajo fue que la cantidad de variación de tipos de ADN mitocondrial en las poblaciones humanas modernas era sorprendentemente bajo, justo una décima parte de la conocida para los chimpancés. (Una observación paralela al sorprendentemente bajo grado de variación existente entre los genes nucleares de las poblaciones humanas modernas). De entrada esta observación implica un origen reciente de los humanos modernos aunque una

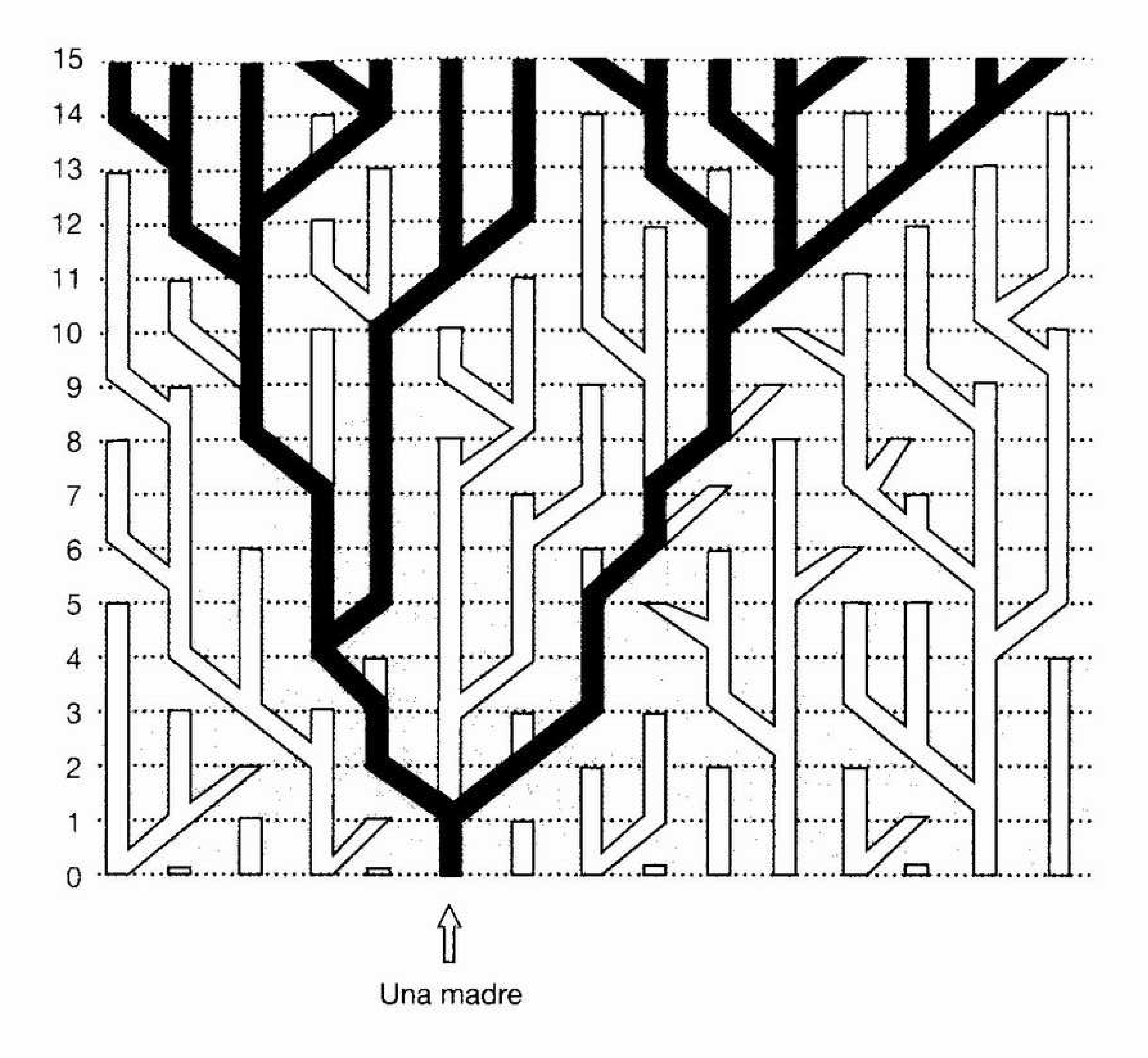


Modelos de parentesco. Clásica genealogía en «árbol de Navidad» producida por Wilson y sus colegas en 1987. Presenta las diferencias genéticas existentes entre 147 individuos procedentes de distintas poblaciones geográficas, cuyos ADN mitocondriales fueron examinados. El árbol muestra un corte entre las poblaciones africanas y las no-africanas y también que las poblaciones africanas son las más largamente establecidas, una indicación del origen de los humanos modernos en dicho continente. Los distintos grados de divergencia de las secuencias entre las poblaciones no-africanas ofrecen alguna indicación del momento en que fueron colonizadas las distintas partes del Viejo Mundo. Análisis recientes muestran que este árbol, uno de los muchos posibles, puede no ser la mejor interpretación posible. (Por cortesía de Rebecca L. Cann *et al./Nature*.)

explicación alternativa es que los humanos modernos se originaron en un pasado antiguo pero pasaron recientemente por un cuello de botella que habría reducido la variación genética. Sin embargo no hay pruebas a favor de esta explicación alternativa y sí en cambio considerables evidencias genéticas en su contra.

En 1983 Wallace y sus colegas publicaron el primer estudio del ADN mitocondrial en las poblaciones modernas haciendo una serie de observaciones que siguen siendo válidas. La primera era que la cantidad total de variación en el ADN mitocondrial moderno es pequeña y que implica un origen de los humanos modernos hace unos 200.000 años. Segundo, de todas las poblaciones estudiadas, las africanas son las que presentan un mayor grado de variación. Wallace y sus colegas señalaban que si la tasa de acumulación de mutaciones es la misma para todas las poblaciones, África debería ser entonces el punto de origen de los humanos modernos. Tercero, las poblaciones geográficas han desarrollado rasgos diferenciales en el ADN mitocondrial a partir de los cuales puede construirse un árbol que represente la historia de las poblaciones. Aunque Wallace y sus colegas concluían en 1983 que Asia, y no África, era el lugar de origen de los humanos modernos (explicando que el mayor grado de variación del ADN mitocondrial observado entre las poblaciones africanas era el resultado de una tasa de mutación más elevada) cambiaron más tarde su opinión en favor de África, y esta sigue siendo actualmente su opinión.

Desde la publicación del artículo de Wallace pasaron cuatro años antes de que la noción de la Eva mitocondrial empezara a ser ampliamente discutida. El tema fue espoleado por la publicación, en enero de 1987, de un artículo de Wilson y sus colegas en el que ofrecían datos del ADN mitocondrial de 147 individuos representando África, Asia, Australia, Europa y Nueva Guinea. De la misma manera que el equipo de Wallace, la técnica empleada consistía en hacer en cada caso una especie de mapa del genoma mitocondrial, a base de cortar el ADN en pequeños fragmentos por medio de los denominados enzimas de restricción cada uno de los cuales lo escinde en un punto específico de la secuencia de bases de los nucleótidos. Si todos los genomas mitocondriales fueran de secuencia idéntica los fragmentos producidos por este procedimiento seguirían en todos los casos la misma pauta. Sin em-



Una vieja madre. Una ilustración del concepto de que todos los linajes maternos de una población remiten a un único linaje de una población ancestral. En cada generación, una cuarta parte de las madres tendrá dos hijos varones, otra cuarta parte dos hembras, y la mitad un hijo varón y una hija hembra. Los linajes mitocondriales de madres con descendencia únicamente masculina se extinguirán, lo que eventualmente conducirá a que un único linaje domine toda la población. (Por cortesía de Allan Wilson.)

bargo cualquier variación en la secuencia de ADN que altere el lugar de inserción de un enzima de restricción se traducirá en una pauta de fragmentación diferente para los distintos individuos.

Esta técnica muestrea en realidad alrededor del 9 por ciento del genoma y ofrece un retrato de los distintos genomas mitocondriales de las distintas poblaciones. El análisis reveló 133 tipos distintos que fueron organizados en un árbol genealógico siguiendo el principio de parsimonia (que trata de encontrar el menor número posible de cambios que permita relacionar las distintas pautas y eventualmente trazar su pista hasta un antepasado común). «Todos estos ADN mitocondriales conducen hacia una mujer que, se propone, vivió hace unos 200.000, probablemente en África» concluía el artículo. El término Eva mitocondrial fue acuñado en una reseña de periódico y de forma bastante rápida pasó a formar parte de la literatura profesional y no-profesional.

Aunque colorista, el término Eva es engañoso y conduce a una interpretación ampliamente errónea del alcance de los resultados. Los tipos de ADN mitocondrial existentes en las poblaciones humanas actuales pueden ser rastreados hacia atrás hasta una única hembra no porque ésta sea la única que viviera entonces ni tampoco porque el tamaño de la población fuera necesariamente pequeño sino debido a la dinámica de la pérdida de ADN, algo que se explica mejor por medio de una analogía. Imaginemos una población, digamos, de 10.000 parejas, cada una de las cuales con un número distinto de descendientes. Imaginemos ahora que a medida que pasa el tiempo la población se estabiliza (cada pareja produce sólo dos descendientes). En promedio, a cada generación una cuarta parte de las parejas tendrá dos hijos varones, la mitad de las parejas un niño y una niña y una cuarta parte de las parejas dos niñas. En consecuencia, en la primera generación se habrán perdido una cuarta parte de los apellidos y a cada generación se seguirán produciendo pérdidas de apellidos, aunque a un ritmo menor. Después de unas 10.000 generaciones (el doble del número de hembras originales) sólo permanecerá un apellido. Es exactamente la misma pauta que explica la pérdida de tipos de ADN mitocondrial, sólo que en este caso la transmisión es por vía femenina.

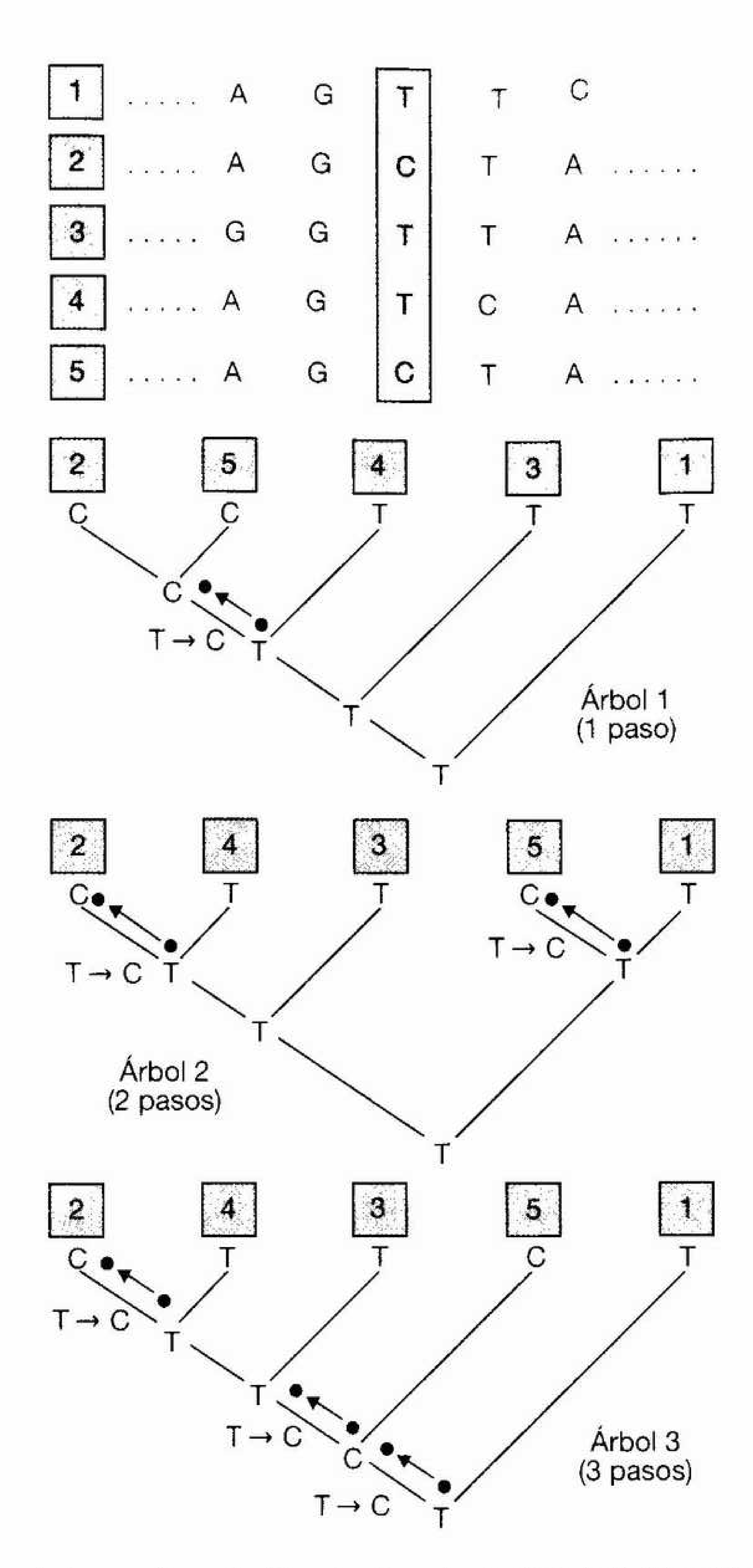
En consecuencia, la conclusión del artículo de Wilson y sus colegas se limitaba a señalar la región de origen de los humanos modernos (África) y a dar una estima de la antigüedad del momento (unos 200.000 años). Y sin embargo se asumió de forma bastante generalizada que un cuello de botella poblacional era un elemento necesario en la hipótesis de la Eva y cuando los datos procedentes de un conjunto de genes relacionados con el sistema inmune mostraron que ningún cuello de botella había tenido lugar en la historia humana reciente, muchos observadores declararon falsa hipó-

tesis. Pero no es este el caso; Eva puede ser inválida pero no porque la historia humana reciente no haya experimentado un cuello de botella. Eva pudo haber sido miembro de una gran población de humanos arcaicos, para la que estimas recientes sugieren unos 10.000 individuos.

El equipo de Berkeley basaba su suposición de un origen 200.000 años atrás en el cálculo de la tasa de acumulación de mutaciones genéticas en las poblaciones humanas. Concretamente, ellos midieron el grado de divergencia genética acumulada entre las gentes de Papua Nueva Guinea, que fue colonizada hace unos 40.000 años. Trabajando con una medida de la divergencia genética entre aquellas gentes y del tiempo durante el cual se acumuló, Wilson y sus colegas fueron capaces de calcular la tasa promedio de mutación. El valor para la divergencia en las secuencias entre dos líneas era del 2-4 por ciento por millón de años, lo que significa que 2-4 posiciones nucleotídicas mutarán por cada 100 posiciones con respecto a los dos genomas, durante un millón de años (Se trata de una medida de la diferencia acumulada entre dos genomas, no de la tasa de mutación en *uno* de ellos, un punto que se presta a confusión). La cifra de un 2-4 por ciento de divergencia ha sido confirmada por otros laboratorios con datos procedentes de humanos y de otras especies de mamíferos.

La presentación inicial de datos relativos al ADN mitocondrial confirmaban, por tanto, las predicciones del modelo «a partir de África» para el origen de los humanos modernos. Aquellas predicciones eran, en primer lugar que una variación limitada del ADN mitocondrial moderno implica un origen reciente y en segundo lugar que las poblaciones africanas exhibirían mayor variación. Por el contrario las predicciones del modelo de evolución multiregional no se confirmaban. Tales predicciones eran, en primer lugar, una variación genética extensiva, implicando un origen antiguo que se remontaría por lo menos a 1 millón de años atrás y, en segundo lugar, que ninguna población presentaría un grado significativamente mayor de variación que otra.

La ausencia de cualquier ADN mitocondrial antiguo en la muestra de 1987 de Wilson constituye por sí misma un fuerte golpe para el modelo de evolución multiregional: si las poblaciones modernas derivan de un largo proceso de continuidad regional en-



La técnica de la parsimonia. En este ejemplo de cinco individuos (1-5) partimos de una secuencia de ADN. Partiendo en este caso de la posición tres, la técnica de parsimonia trata de encontrar el árbol que relacione toda la población con el menor número posible de pasos mutacionales. Aquí se representan tres árboles de este tipo, cada uno de los cuales permite relacionar entre sí los cinco individuos. La técnica de la parsimonia seleccionaría el árbol 1 como la relación más probable entre los cinco individuos.

tonces el ADN mitocondrial debería reflejar el establecimiento de estas poblaciones locales, hace más de un millón de años, cuando las poblaciones de *Homo erectus* abandonaron África por primera vez y se desplazaron hacia el resto del Viejo Mundo. Inicialmente era posible argumentar que la muestra de 147 individuos era demasiado pequeña y que algún ADN mitocondrial podría haber sido omitido. Pero en la actualidad ya han sido analizados más de 3000 individuos y ninguno de ellos tiene un ADN mitocondrial con más variación acumulada (es decir, más antiguo) que en la primera muestra.

Los opositores a la hipótesis de la Eva mitocondrial, el más prominente entre los cuales fue Milford Wolpoff de la Universidad de Michigan argumentaron inicialmente que la tasa de divergencia había sido mal calculada. Una tasa más baja era correcta, decían, en cuyo caso el origen podía remontarse más atrás en el tiempo (Wilson debería haberse equivocado en un factor cinco para obtener la cifra de un millón de años que el modelo de evolución multiregional demanda). Posteriormente Wolpoff argumentó que la cuestión de la tasa es irrelevante porque —dice— la naturaleza de la pérdida de ADN mitocondrial no permite una reconstrucción precisa de la historia de las poblaciones.

El argumento de Wolpoff sostiene que la información disponible, relativa a los ADN mitocondriales actuales, es insuficiente para construir un árbol genealógico, porque desconocemos algunos tipos que se han perdido durante la historia de manera que el árbol resultante indicará inevitablemente un antecesor común demasiado reciente. Dicho argumento es inválido porque cada uno de los tipos actuales contienen en sus secuencias de ADN un registro de sus relaciones con los demás, hasta el antepasado común. Es razonable señalar al respecto que, comparado con el registro genético, es el registro fósil el que es más probable que se resienta de las evidencias no conocidas.

Las inferencias, basadas en el ADN mitocondrial, que pueden hacerse acerca de la historia de las poblaciones se sostienen sobre la asunción de que la pérdida de tipos a lo largo del tiempo procede estocásticamente. Si por alguna razón dichas pérdidas fueran seriamente sesgadas entonces las inferencias sobre las poblaciones modernas quedarían debilitadas o quizá invalidadas. Una fuente potencial de desviación es la selección. Si una vez establecidos los humanos modernos se originara una nueva variante de ADN mitocondrial que fuera fuertemente favorecida por la selección natural, entonces —dado un tiempo suficiente y flujo génico entre las poblaciones— aquella podría sustituir las otras variantes. De manera que las inferencias acerca de la edad del antepasado común mitocondrial serían artificialmente recientes. No se conocen ejemplos de este tipo en otras especies.

También podría ser que las pérdidas estuvieran, a lo largo de las historias de las poblaciones, desviadas de forma caprichosa, como por ejemplo por acontecimientos del tipo de drásticas reducciones y explosiones del tamaño de las poblaciones. En este caso es tan probable que se pierdan las nuevas variantes como las antiguas. Si realmente los humanos modernos se han originado recientemente en África y se han desplazado desde allí hacia el resto del mundo, donde se han entrecruzado con las poblaciones arcaicas preexistentes, la población resultante debería contener una mezcla de ADN mitocondriales viejos y nuevos, con una desviación a favor de los antiguos debido a que el número de los recién llegados debió ser relativamente menor al de los humanos arcaicos. La desviación en las pérdidas a lo largo de los caprichos de los cambios poblaciones podría en este caso favorecer la eliminación de las formas minoritarias, los nuevos tipos, llevando al predominio a los viejos tipos.

Inevitablemente habrá algún tipo de ruido en el sistema, principalmente a nivel local, pero, en conjunto, el efecto estará muy próximo a un tipo de pérdidas estocástico. De lo contrario, todos nuestros intentos serían en balde.

La publicación del artículo del laboratorio de Wilson, en 1987, fue seguida de más datos de la misma fuente, de datos de otros laboratorios y de análisis colaterales de todos ellos llevados a cabo por diversos investigadores. Aunque no puede hablarse de una opinión uniforme entre los biólogos moleculares, la hipótesis de una Eva mitocondrial parecía afianzarse. En 1991 vio la luz un artículo publicado en *Science* por Wilson y otros cuatro autores; la publicación describía la secuenciación (no sólo el análisis con enzimas de restricción) de parte del genoma mitocondrial de 189 individuos procedentes de las principales regiones geográficas del

mundo. También en este caso se había aplicado el principio de la parsimonia para dibujar el árbol más probable y se utilizaron dos tests estadísticos que daban un fuerte apoyo a la conclusión de una Eva africana. «Nuestro estudio proporciona el más fuerte apoyo posible por el momento a la ubicación en África de un ADN mitocondrial antecesor hace unos 200.000 años», concluían sus autores.

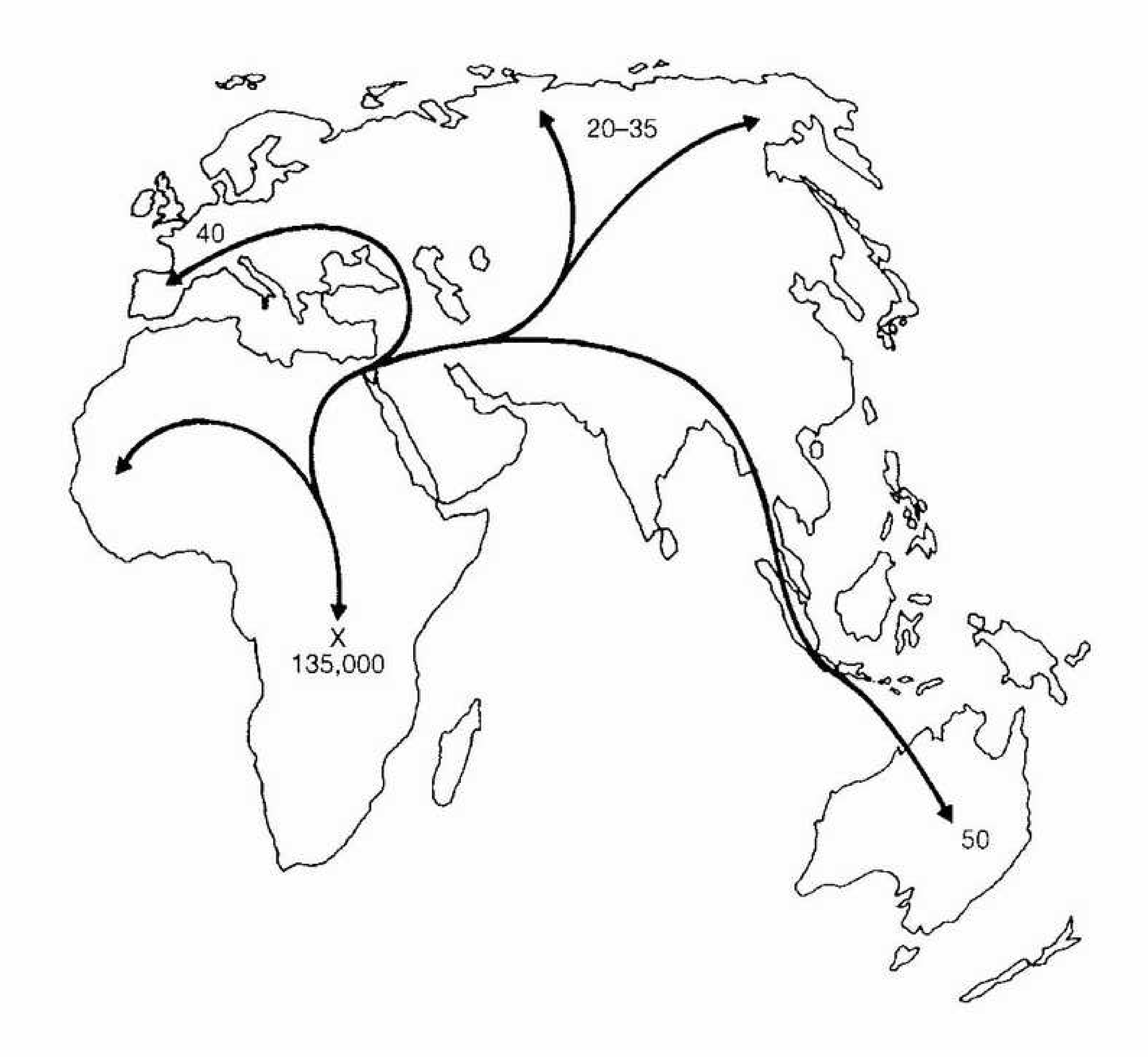
Pero otra vez, la técnica del principio de parsimonia había sido aplicado de forma inadecuada, como en el caso del análisis original de 1987. Esta técnica trata de encontrar el árbol que relaciona todas las variantes observadas con el mínimo número de mutaciones (véase el diagrama de la página 00[1]). Sin embargo cuando la muestra es de más de 100 individuos y con una cantidad similar de puntos informativos en el genoma estudiado, el análisis de todos los árboles posibles en busca del que contiene menos mutaciones se hace enorme y consume ingentes cantidades del tiempo de un potente ordenador.

En la práctica los investigadores habían sido selectivos con respecto a los árboles analizados, asumiendo que se trataba de una muestra representativa. Lo que se demostró que no era el caso. Por ejemplo, en el caso de la publicación de 1991 se habían examinado 100 árboles. Impelidos a comprobar la validez de las conclusiones, dos de los autores, Linda Vigilant y Mark Stoneking, de la Pennsylvania State University, obtuvieron 10.000 árboles y encontraron casi tantos que sugerían un origen noafricano como africano. Alan Templeton, de la Universidad de Washington, y David Maddison y sus colegas de la Universidad de Harvard obtuvieron asimismo resultados similares.

Desde un punto de vista estadístico, una Eva mitocondrial, enraizada en África, no puede sostenerse en base a estos datos. El problema se solucionaría, dice Stoneking, recogiendo un buen puñado más de datos, no de más individuos, sino de más secuencias de ADN por individuo. La secuenciación total del genoma mitocondrial de una docena de individuos podría proporcionarnos la información requerida.

Hasta que dispongamos de estos datos, la situación es la siguiente: Primero, la cantidad de variación genética en el ADN mitocondrial humano es pequeña y esto implica un origen reciente de los humanos modernos; esta conclusión no se ve afectada por los problemas relacionados con la aplicación del principio de parsimonia. Segundo, las poblaciones africanas son las que presentan mayores cotas de variación, algo que tampoco se ve afectado por aquella problemática y para lo que la interpretación más razonable consiste en suponer un origen africano, aunque sin fundamento estadístico.

Stoneking y sus colegas han recalculado recientemente la tasa de mutación del ADN mitocondrial humano, utilizando dos métodos distintos sobre datos procedentes de Papua Nueva Guinea. Los resultados de los dos cálculos dan unas cifras de 133.000 y



A partir de África. De acuerdo con algunas interpretaciones basadas en datos procedentes del análisis del ADN mitocondrial, los humanos modernos se originaron en algún lugar de África hace unos 135.000 años. Hace unos 100.000 sus poblaciones se esparcieron por todo el Viejo Mundo, alcanzando Australasia hace unos 50.000 años y Europa Occidental unos 40.000 años. En Asia parecen haberse asentado 31 «clanes», en Europa 36 y en Australia, 15.

137.000 años como antigüedad media para el ADN mitocondrial ancestral, algo más recientes que las ofrecidas por los cálculos previos. Lo más importante, sin embargo, de este nuevo recálculo es el intervalo de fechas (con un 95 % de intervalo de fiabilidad): de 63.000 a 356.000 años para un método, de 63.000 a 416.000 años aplicando el segundo método. Y es que el límite inferior de ambos intervalos concordaría bien con las observaciones acerca del inicio de la conducta humana moderna (capítulo XXVII). Y lo más significativo en relación con la disyuntiva «a partir de África» versus evolución multiregional es que incluso el límite superior del intervalo resulta ser la mitad del requerido por el modelo de evolución multiregional.

Previamente consideradas como la respuesta potencial a la cuestión del tiempo y el lugar de origen de los humanos modernos, las evidencias procedentes del ADN mitocondrial deben ser más bien consideradas como un tipo más de pruebas. Aunque el genoma mitocondrial contiene 37 genes, actúa efectivamente como un único locus génico debido a que se halla segregado con respecto de los genes nucleares y evoluciona como una unidad. Los datos procedentes de otros genes están empezando a adquirir importancia en el conjunto de pruebas genéticas, por difícil que sea el trabajo con ellos.

Luigi Luca Cavalli-Sforza y sus colegas de la Universidad de Stanford llevan varios años recopilando tales datos tanto en forma de marcadores proteínicos clásicos como de variantes de los propios genes (polimorfismos). En ambos casos los resultados apoyan la noción de un origen africano seguido de migración hacia el resto del Viejo Mundo. Traspasar estos datos a una escala temporal no es cosa fácil aunque los investigadores de Stanford sugieren que 100.000 años (como en el modelo «a partir de África») es un tiempo mucho más probable que 1 millón de años (antigüedad requerida por el modelo de evolución regional). Masatoshi Nei, de la Pennsylvania State University llega a conclusiones similares. Estos datos ayudan a situar en perspectiva la hipótesis de una Eva mitocondrial y ayudan a contrastar sus conclusiones.

XXVII. ARQUEOLOGÍA DE LOS HUMANOS MODERNOS

A las pruebas aportadas por los fósiles y la genética en relación al origen de los humanos modernos deben añadirse las pruebas relativas al comportamiento, principalmente aquéllas relacionadas con las tecnologías de producción de herramientas. Las evidencias arqueológicas deberían constituir, en principio, una prueba para los modelos basados en los otros tipos de evidencias. De la misma manera que los modelos a partir de África y de evolución multirregional establecen predicciones específicas acerca de los fósiles y las evidencias genéticas esperables, también lo hacen con respecto al registro arqueológico esperado.

Concretamente, el modelo a partir de África predice la primera aparición en África de pistas de la conducta moderna, que posteriormente deberían encontrarse esparcidas por el resto del Viejo Mundo, sustituyendo rápidamente los comportamientos preexistentes. El modelo de evolución multirregional predice una transición más gradual entre los comportamientos arcaico y moderno que tendría lugar más o menos simultáneamente por todo el Viejo Mundo. Aunque las evidencias arqueológicas que apoyan tales predicciones son relativamente buenas en Europa y en Asia occidental son pobres en Asia Oriental y, desafortunadamente, también en África. En el presente capítulo estudiaremos algunas de estas evidencias que pueden constituir una prueba para las predicciones de los modelos. En primer lugar nos detendremos en algunas de las características tecnológicas generales de las industrias del Paleolítico Medio y Superior (Edad de Piedra Media y Tardía), tal como hicimos para el Paleolítico Inferior (Edad de Piedra Temprana) (capítulos XXI y XXIV).

El final del Paleolítico Inferior, hace 200.000 años, supuso el fin de unas industrias de herramientas de piedra caracterizadas por su poca innovación y su larga duración. Con el Paleolítico Medio, que empezó hace 200.000 años, el número de tipos de herramientas identificables se cuadruplica, hasta quizá 40, mientras que con el Paleolítico Superior, que empezó hace 40.000 años, el número de herramientas vuelve a doblarse, hasta las 100. Además, mientras que la variación regional y estilística en las industrias primitivas fue menos significativa que su estabilidad global, la variabilidad —a lo largo del espacio y del tiempo— en las industrias del Paleolítico Superior se convierte en un tema dominante. Por ejemplo, las industrias de dichas herramientas pasan, en Europa, por lo menos por cuatro tradiciones identificables en menos de 30.000 años, un ritmo de innovación y de cambio sin precedentes en el registro arqueológico anterior. Y además en las industrias del Paleolítico Superior se utilizaron nuevas formas de herramientas y nuevas clases de materias primas, entre las cuales el hueso, el marfil y el cuerno.

La característica definitoria de la tecnología del Paleolítico Medio (modo III) es la técnica del núcleo preparado, a veces denominada técnica levalloisiense, que toma su nombre del suburbio parisino de Levallois donde se descubrieron y definieron por primera vez ejemplos de la mencionada técnica. En dicha técnica se prepara un núcleo grande que tenga una cara superior plana y una cara inferior convexa. Se precisa una fuerza considerable para separar las gruesas lascas, fuerza que se utiliza para golpear de canto sobre un yunque la notable plataforma del núcleo. Las lascas delgadas y relativamente anchas concuerdan con la forma del perfil del núcleo preparado, mientras que otras lascas más pequeñas pueden ser separadas golpeando el núcleo con un martillo. Muchas lascas de forma similar pueden ser producidas golpeando repetidamente el núcleo a lo largo de todo su margen hasta que esté virtualmente gastado. La técnica levalloisense permite economizar mucha más materia prima que las técnicas de obtención de lascas precedentes, produciendo muchos más centímetros de filo por kilogramo de núcleo.

Una vez las lascas han sido producidas pueden posteriormente recibir forma para dar lugar a alguno de lo que algunos arqueólogos identifican como unos 40 útiles con funciones putativas de corte, raspado o despiece, aunque es posible, sin embargo, que algunos de los tipos identificados constituyan de hecho fases intermedias en el trabajo del material y no tipos de herramientas totalmente reales. Existen algunas variaciones entre los conjuntos de herramientas del Paleolítico Medio de las distintas localidades del Viejo Mundo, lo que ha dado lugar a una plétora de denominaciones locales, aunque la denominación más generalmente aplicada para tales utensilios es la de Musteriense, derivada del yacimiento neandertalense de Le Moustier, en la región francesa del Perigord.

Igual que las lascas obtenidas a partir de núcleos preparados caracterizan la industria Musteriense (y otras industrias parecidas) las hojas obtenidas a partir de núcleos preparados constituyen la firma de las numerosas industrias del Paleolítico Superior (modo IV). Las hojas se definen como lascas de longitud por lo menos doble a su anchura. La preparación de los núcleos requiere en este caso mucha pericia y tiempo siendo posible separar, secuencialmente, muchas hojas utilizando un objeto puntiagudo, como por ejemplo la punta de un cuerno trabajado con un martillo de mano. Las hojas, a menudo pequeñas y delicadas, pueden ser funcionales ya, sin ulteriores preparaciones, o no ser más que el punto de partida para la confección de útiles de forma específica. Además de la hoja característica, los constructores de herramientas del Paleolítico Superior se distinguieron también por hacer un uso extensivo del hueso, el marfil y el cuerno como materias primas para algunos de sus útiles más delicados.

Por primera vez en la prehistoria humana es posible detectar con claridad un designio preciso y un uso elaborado en los conjuntos de herramientas del Paleolítico Superior. En algún caso incluso parecen constituir una celebración de la pericia de constructores de herramientas, del tipo por ejemplo de las hojas solutrenses, objetos lauriformes que pueden alcanzar una longitud de 20 centímetros y ser tan delgados que resultan translúcidos. Con una utilidad claramente limitada para las actividades normales de subsistencia, estas hojas pudieron haber tenido su importancia en ceremonias rituales.

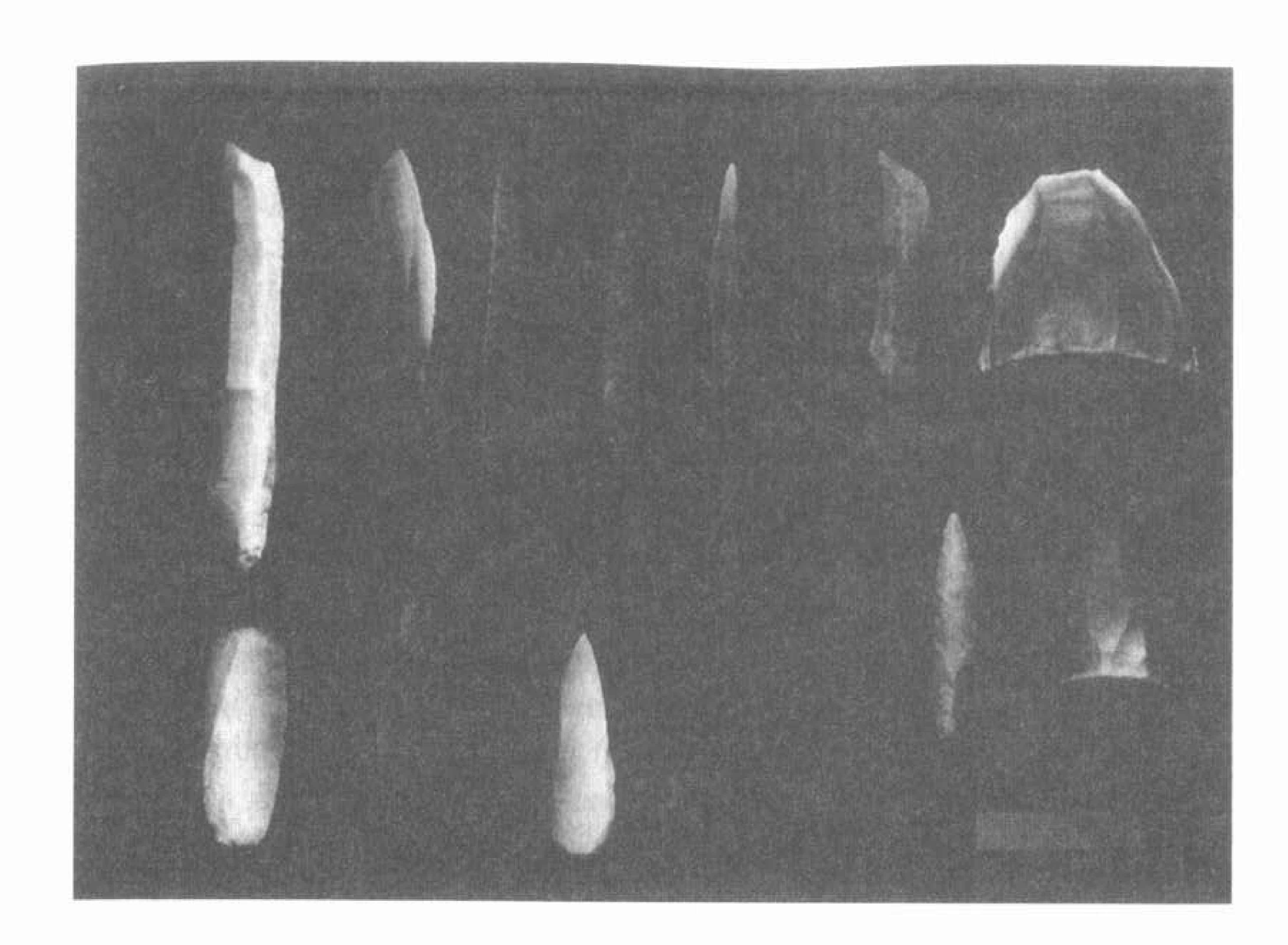
En contraste con las innovaciones aportadas por los construc-



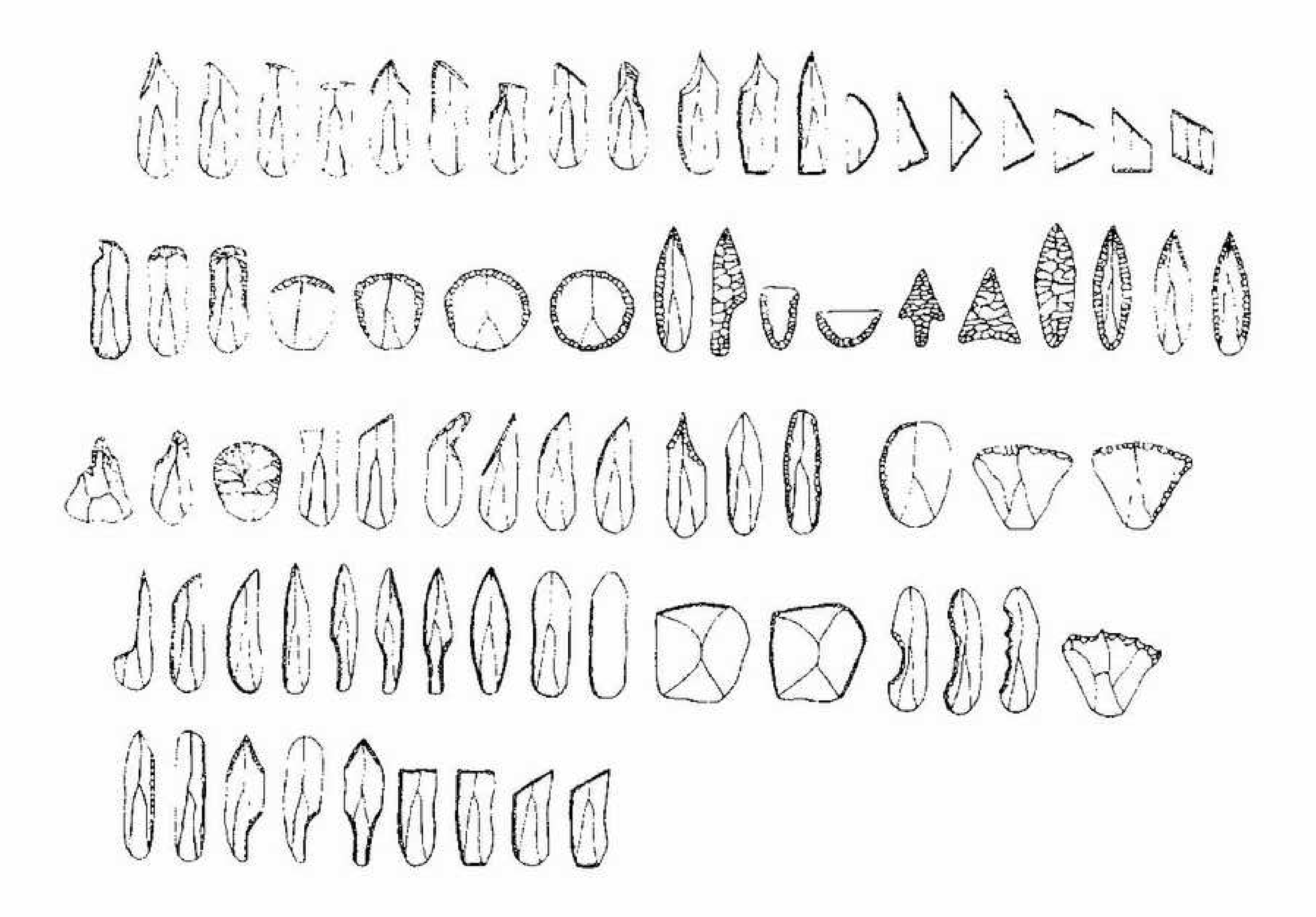
Artefactos del Paleolítico Medio. Se trata de típicas lascas retocadas, de diversas clases, fabricadas hace entre 200.000 y 400.000 años. Arriba, de izquierda a derecha: punta musteriense, punta levalloisense, lasca levalloisense (tortuga), núcleo levalloisense y núcleo discoidal. Abajo, de izquierda a derecha: hacha de mano musteriense, raedera unifacial convexa, raspador quina y *limace*, denticulado (escala 5 cm). (Por cortesía de Roger Lewin y Bruce Bradley.)

tores de herramientas del Paleolítico Superior, los Musterienses continuaron con la producción de sus industrias líticas, mucho más limitadas aunque impresionantes, durante casi 200.000 años. El prehistoriador francés François Bordes ha dicho de los Neanderthales: «Hicieron estúpidamente bellas herramientas», aunque ha sugerido, sin embargo, que la variación que se aprecia entre los distintos conjuntos musterienses podría reflejar distintos grupos culturales que expresarían su identidad a través de una conformidad estilística. Lewis Binford, de la Southern Methodist University, sugiere en cambio que las diferencias existentes entre los distintos conjuntos reflejarían las distintas actividades funcionales llevadas a cabo en los diversos yacimientos.

La transición desde el Paleolítico Medio al Paleolítico Superior (Edad de Piedra Media a Edad de Piedra Tardía) es efectivamente la transición entre el comportamiento humano arcaico y moderno y señala la presencia de los *Homo sapiens* modernos. La naturaleza y la temporalidad de dicha transición conductual debería informarnos acerca de la naturaleza y la temporalidad del origen de los humanos modernos si es que la evolución de la anatomía va ligada a la evolución de la conducta. Examinaremos por separado las pruebas existentes relativas a dicha transición en Europa, Asia y África. Tal como ha señalado el arqueólogo de la Universidad de Chicago, Richard Klein, dichas evidencias son geográficamente desiguales. Allí donde son plenas, dice, revelan «el más dramático cambio de conducta que los arqueólogos puedan detectar».



Artefactos del Paleolítico Superior. A partir de hojas retocadas y más refinadas que las del Paleolítico Medio. Arriba, de izquierda a derecha: buril en una hoja truncada, buril diédrico, punta, cuchillo de doble filo, hojita, hoja estrangulada y núcleo de hoja. Abajo, de izquierda a derecha: raspador terminal, raspador terminal doble, buril diédrico/raspador; hoja lauriforme solutrense, punta solutrense con mango y núcleo de hoja prismático (escala 5 cm). (Por cortesía de Roger Lewin y Bruce Bradley.)



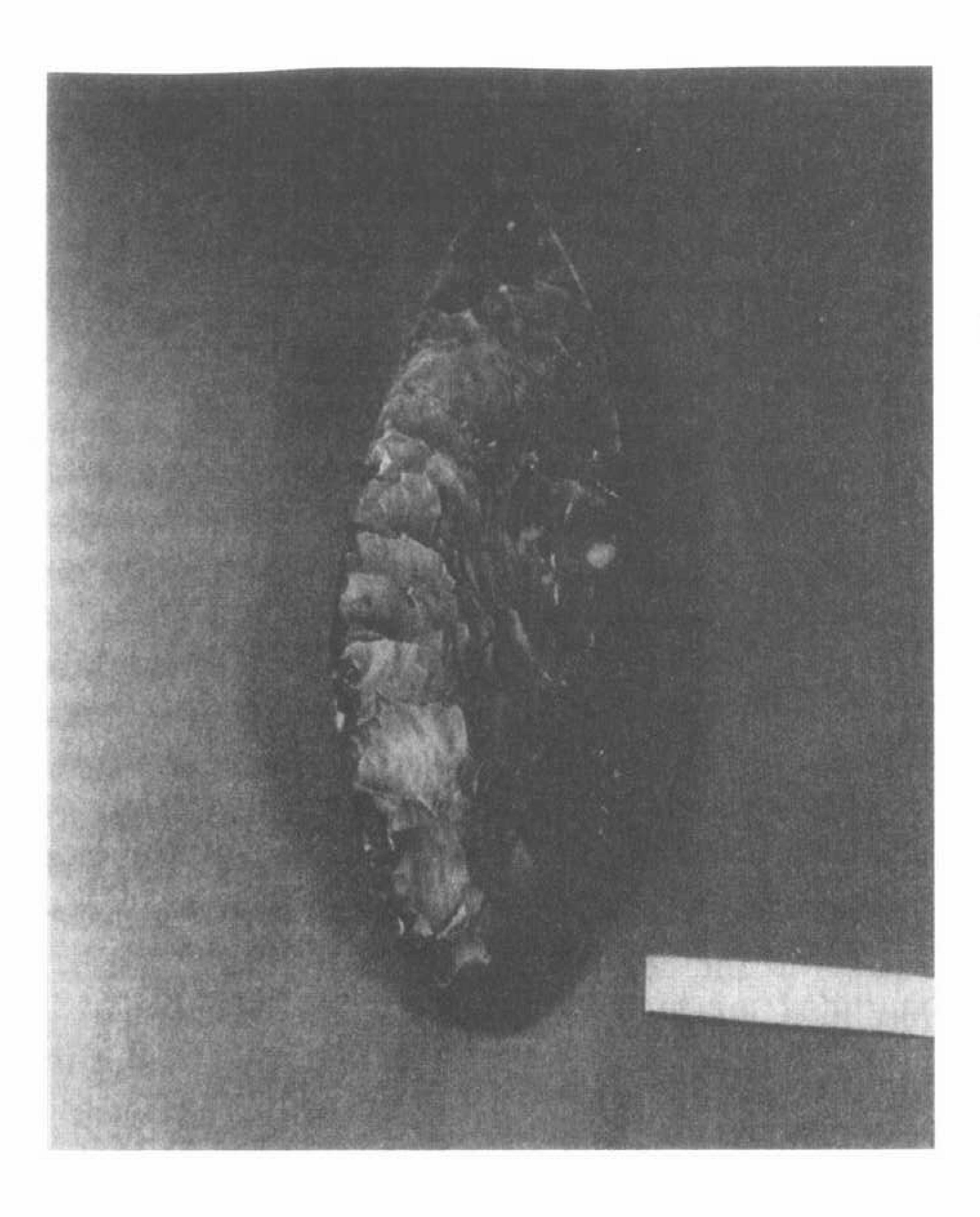
Gama de formas del Paleolítico Superior. El arqueólogo francés G. Laplace confeccionó esta tipología de las herramientas del Paleolítico Superior a finales de los años cincuenta y principios de los sesenta que representa la base de todas las tipologías de aquel período y en el que pueden verse bien el carácter intrincado y variado de aquella producción.

Las evidencias arqueológicas de dicha transición son más abundantes en Europa, y no porque en dicho territorio se haya centrado la mayor parte de la actividad. La primera aparición del comportamiento humano moderno aparece como una señal clara en el registro arqueológico, en el seno de una tradición cultural conocida como auriñaciense. Hasta hace poco los arqueólogos pensaban que dicha señal se habría desplazado de este a oeste, iniciándose en el este hace 40.000 años y alcanzando el oeste 5000 años después. Sin embargo, nuevos dataciones con radiocarbono de dos localidades del Paleolítico Superior del norte de España —L'Arbreda y El Castillo— ofrecen una antigüedad de casi 40.000 años, mostrando así que el influjo del comportamiento moderno fue virtualmente (hablando en términos de tiempo arqueológico) instantáneo en toda Europa.

Los yacimientos auriñacienses de toda Europa muestran la típica tecnología basada en las formas foliares así como el uso de hueso, marfil y cuerno, no sólo para hacer puntas sino también con finalidad ornamental. Los yacimientos muestran también señales de otras características del Paleolítico Superior: son más grandes que los del Paleolítico Medio, los espacios abiertos —en oposición a los abrigos rocosos y a las cuevas— son más distintivos y organizados. Denotan asimismo muestras de contactos, e incluso comercio, de larga distancia (conchas y piedras exóticas procedentes de muy lejos) y la presencia de instrumentos musicales (concretamente flautas simples hechas de hueso).

A medida que progresa el Paleolítico Superior se desarrolla una sustancial variabilidad temporal y espacial del estilo de los conjuntos de artefactos. El sentido de tradición cultural, tal como lo concebimos actualmente, está ya por primera vez claramente presente. Aunque se conocen figuras esculpidas y grabadas, e incluso de barro cocido, desde el auriñaciense, las evidencias de cuevas pintadas no son fuertes hasta el gravetiense, hace unos 30.000 años.

El contraste entre el Paleolítico Medio (específicamente, el musteriense) y el Paleolítico Superior europeos es grande. Aunque no todos los aspectos de la cultura del Paleolítico Superior —especialmente los avances tecnológicos y las tradiciones artísticas— estuvieron presentes desde el principio, este período representa probablemente a nivel global la evidencia de un cambio revolucionario aunque no existe acuerdo sobre este último punto —revolución o no—. Así, por ejemplo, Richard Klein considera la magnitud del cambio colectivo, y la velocidad con que se produce, revolucionaria y reflejo de la influencia de las poblaciones humanas modernas que sustituyeron a los neandertales locales y la arqueóloga Randall White, de la Universidad de Nueva York, llega independientemente a la misma conclusión. Por el contrario, Geoffrey Clark y John Lindly, de la Arizona State University, sugieren que la evidencia de una conducta moderna —como la producción ocasional de hojas, la expresión artística y el enterramiento ritual— es subyacente en los neandertales europeos y que la conducta humana moderna de las gentes del Paleolítico Superior se desarrolló más lentamente de lo que dicen algunos estudiosos. Clark y Lindly vienen a decir que la transición fue más gradual



Cuchillo lauriforme solutrense. Hay algunos ejemplares de este tipo de útil, tan finos que son translúcidos. Más que para asuntos prácticos probablemente eran empleadas en rituales ceremoniales (escala 5 cm). (Por cortesía de Roger Lewin y Bruce Bradley.)

que revolucionaria y que indica continuidad de las poblaciones, no sustitución. Alison Brooks, de la Universidad George Washington, también apoya esta posición.

La concordancia entre las evidencias arqueológicas y fósiles en Europa es bastante buena. Por ejemplo, mientras los humanos permanecen asociados a conjuntos musterienses, se trata de neandertales, mientras que prácticamente todos los fósiles humanos asociados a conjuntos del Paleolítico Superior son humanos modernos, aunque existen dos excepciones a esta última generalización: los yacimientos franceses de Arcy-sur-Cure y de Saint-Césaire. Mientras que la evidencia fósil de Arcy-sur-Cure es fragmentaria, la de Saint-Césaire es un esqueleto parcial, y se trata de un neandertal clásico. Estos yacimientos son interesantes debido a que los conjuntos de herramientas son en cierta manera de una forma transicional entre el musteriense y el auriñaciense, que ha sido denominada chatelperroniense. Algunos estudiosos han argumentado que la naturaleza transicional de la tecnología chatelperroniense es una evidencia de una población en transición biológica, desde el neandertal a los humanos modernos. Sin embargo, no hay nada de transicional en la anatomía del individuo de Saint-Césaire. La edad del esqueleto, datado recientemente con 36.000 años de antigüedad, deja poco o ningún tiempo para la transición evolutiva hacia las poblaciones humanas modernas. En cualquier caso, el yacimiento postdata los yacimientos auriñacienses más antiguos, que no tienen precursores locales. Una posible explicación para el chatelperroniense es que represente la tecnología de poblaciones neandertales tardías que habrían entrado en contacto con las poblaciones humanas modernas inmigrantes.

Aunque no hay consenso sobre el significado de las evidencias arqueológicas europeas, éstas parecen aportar un considerable soporte a la hipótesis de un cambio revolucionario como resultado de una sustitución poblacional.

Las evidencias arqueológicas en Asia están más abiertas a interpretaciones diversas que en Europa, en parte porque dichas evidencias son más escasas y en parte debido a algunas aparentes paradojas. Existen asimismo grandes diferencias entre Asia occidental y Asia oriental, donde las evidencias son mínimas. El Asia Occidental, incluyendo el Oriente medio, está muy relacionada geográficamente con África y proporciona la ruta natural de emigración desde dicho continente. Entre hace 200.000 y 50.000 años esta región estuvo diversamente ocupada por neandertales y por humanos modernos primitivos, mientras que en el este vivieron poblaciones que no eran ni neandertales ni modernas.

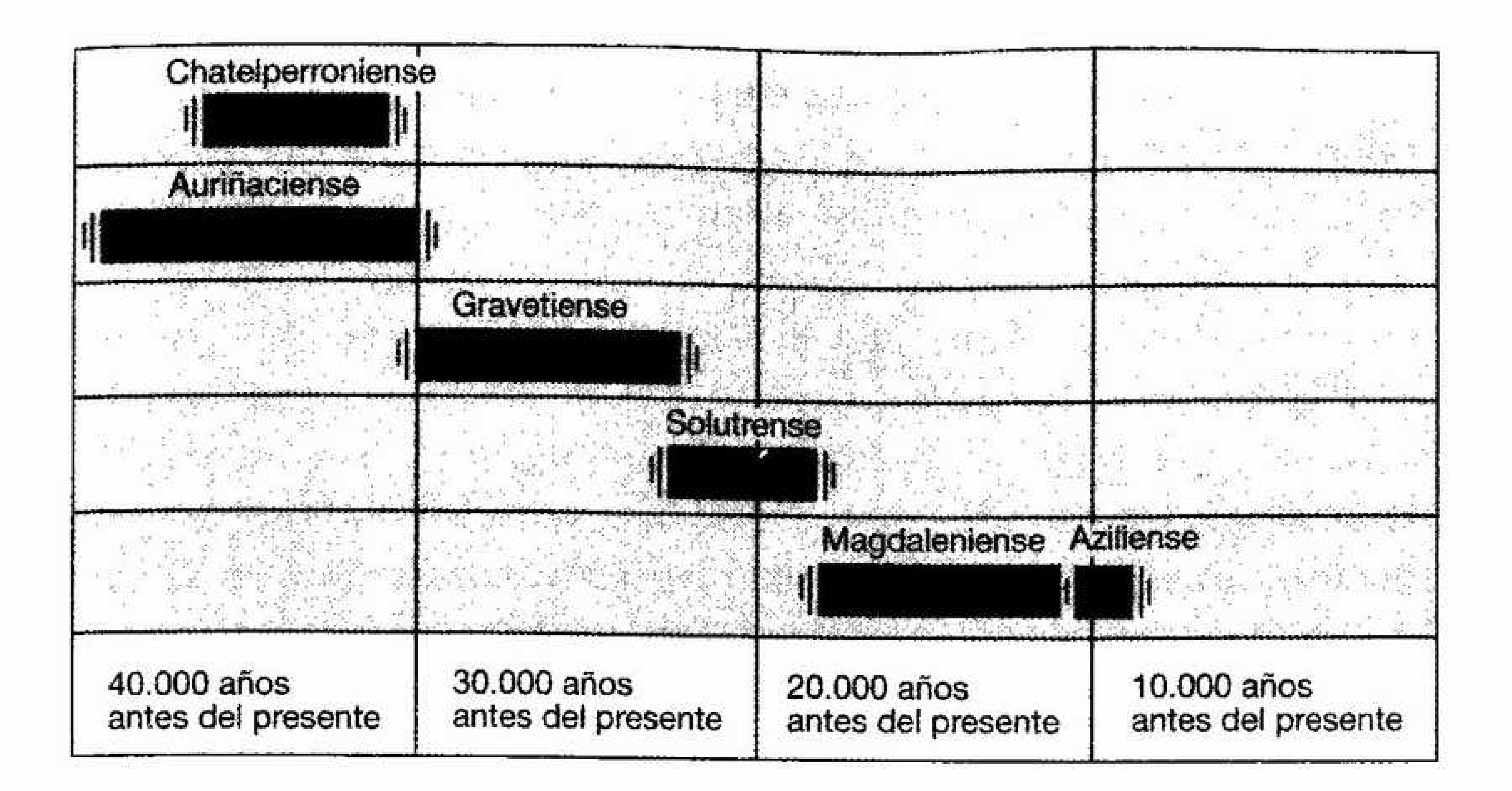
La transición arqueológica de lo arcaico a lo moderno en Oriente Medio es tipológicamente muy similar a la musteriense del Paleolítico Superior en Europa y tiene lugar aparentemente

alrededor de la misma época, hace 40.000 años. Si dicha transición es la pista de la migración de los humanos modernos desde África, a través del Medio Este y, finalmente, hasta Europa Occidental, entonces debe esperarse que sus evidencias en Oriente Medio antecedan a las occidentales. Una hipotética prueba de ello podría proceder del yacimiento de Boker Tachtit, en Israel, que ha sido datado con entre 47.000 y 38.000 años de antigüedad. Las evidencias humanas del Paleolítico Superior en Oriente Medio son escasas, pero esencialmente se trata de humanos modernos.

Donde Asia Occidental difiere de Europa es en la existencia de humanos anatómicamente modernos con conjuntos musterienses clásicos, tal como sucede en los yacimientos de Skhul y Qafzeh, en Israel (capítulo XXV), datados con unos 100.000 años de antigüedad. Estos restos fósiles son de la misma edad o anteriores a los neandertales de la región y parecen por ello excluir una transformación evolutiva de los neandertales en humanos modernos. Sin embargo, la existencia de anatomías humanas modernas junto a conjuntos musterienses unos 60.000 años antes que los conjuntos del Paleolítico Superior aparezcan en la región representa un rompecabezas, ya que implica o bien que la anatomía humana moderna evolucionó mucho antes que el comportamiento moderno o bien que la modernidad de los restos de Skhul y Qafzeh ha sido exagerada.

Richard Klein ha señalado que los especímenes de Skhul/Qafzeh son extremadamente variables desde el punto de vista anatómico y que presentan algunos rasgos arcaicos como prominentes arcos superciliares y grandes dientes. «Tanto craneal como postcranealmente hacen mucho mejor el papel de antepasados para los humanos modernos posteriores que los neandertales», dice. «Sin embargo, parece razonable suponer que no fueron completamente modernos desde un punto de vista biológico, y, quizá, por encima de todo, neurológicamente hablando.» Otra vez en este caso la lectura que de tales evidencias hacen Clark y Lindly difiere de la de Klein, pues dichos autores argumentan en favor de la continuidad entre lo arcaico y lo moderno tanto en los fósiles como en la arqueología.

La interpretación de las evidencias procedentes del este de Asia es ardua debido a la escasez de los yacimientos y a lo incierto



Industrias líticas del Paleolítico Superior. El ritmo de cambio de las industrias de los útiles de piedra se vuelve febril desde hace 40.000 años y además las propias industrias líticas alcanzan una complejidad y un refinamiento desconocido en los períodos anteriores. También se desarrollaron estilos distintos y variaciones geográficas.

de su datación. Tales yacimientos parecen representar una continuidad de los conjuntos de rascadores de los tiempos de *Homo erectus* hasta hace unos 10.000 años, sin ningún cambio drástico equivalente al Paleolítico Superior de Europa. Sin embargo, un yacimiento de Sri Lanka, la cueva de Batadomba Iena, contiene un conjunto moderno de herramientas, con una antigüedad, como mucho, de 28.500 años. Además, algunos yacimientos de Siberia, con una datación entre 35.000 y 20.000 años de antigüedad, contienen artefactos del tipo del Paleolítico Superior y objetos artísticos que sugieren un modelo más europeizante. La migración desde el sudeste asiático hacia Australia en algún momento entre hace 60.000 y 45.000 años también da soporte a dicha conclusión.

Las evidencias arqueológicas procedentes de África son escasas, particularmente entre hace 40.000 y 20.000 años en el sur. Un período de hiperaridez acaecido por aquella época redujo aparentemente los niveles poblacionales. Por cada yacimiento arqueológico africano de esta época crucial hay 200 yacimientos europeos.

En el Norte de África los períodos culturales se designan con los mismos términos que en Europa: Paleolítico Medio y Superior. Arqueológicamente hablando los conjuntos de esas dos tradicio-

nes son similares a los europeos y la fecha más antigua para la transición es otra vez de 40.000 años de antigüedad, procedente de la datación con radiocarbono de un yacimiento de Cirenaica, en Libia.

En el África subsahariana se utilizan los términos Edad de Piedra Media y Tardía para designar las dos tradiciones culturales, aunque la época de la transición entre ambas presenta menos certidumbre. Los conjuntos de la Edad de Piedra Media son muy parecidos, por lo que a su composición se refiere, a los del Paleolítico Medio, y de manera similar a estos son pobres, o carecen de herramientas foliares y del uso regular del hueso, el marfil y el cuerno que sí presenta el siguiente período. Quizá como consecuencia de la naturaleza inherentemente más innovadora del comportamiento de los humanos modernos, la Edad de la Piedra Tardía presenta un grado de variabilidad en este aspecto tal que hace menos clara la comparación tipológica con el Paleolítico Superior. Sin embargo, incluye herramientas foliares y útiles hechos de hueso, marfil y cuerno, así como objetos de adorno. No hay ninguna duda de la existencia de conjuntos de la Edad de Piedra Tardía a partir de los 20.000 años de antigüedad, y casi con certeza hasta los 40.000 pero su primera aparición no es clara.

La comparación del comportamiento humano arcaico y moderno en África muestra el mismo fuerte contraste que el que se desprende en Europa, pero las evidencias fósiles son bien distintas. Las evidencias de las primeras apariciones de los humanos modernos son claras, especialmente en África del Sur, donde el yacimiento de Klasies River Mouth está datado con unos 100.000 años. Esta edad es concordante con la edad de origen de los humanos modernos que comúnmente se obtiene a partir de las evidencias moleculares de alrededor de unos 150.000 años (capítulo XXVI), aunque es considerablemente superior, en unos 40.000 años, a la que se desprende de las evidencias arqueológicas. África es al respecto, parecida a Oriente Medio.

Varias explicaciones son posibles. En primer lugar, la evidencia arqueológica puede indicar, de hecho, un origen más temprano de la conducta humana moderna, solución apoyada por Alison Brooks. «Las gentes de la Edad de Piedra Media hacían bonitas y muy estandarizadas puntas de proyectil enmangadas que presen-

Años de antigüedad (x 1.000)	Estudios del O-isotópico y estratigrafía climática		Europa	Asia Occidental	Asia Oriental	África	Años de antigüedad (x 1.000)
10	1	Holoceno	Neolítico, etc. Mesolítico	Neolítico, etc.	Neolítico, etc.	Neolítico, etc.	10
20, 30	2	Última glaciación	Paleolítico superior tardío; Auriñaciense y H. sapiens moderno	Paleolítico Superior y "Epipaleolítico"; Paleolítico Superior y H. sapiens moderno	"Paleolítico tardío"; H. sapiens modernos	Edad de piedra Tardía y Paleolítico Superior; H. sapiens modernos	20, 30
40	3		Chatelperroniense y Neandertal	H. sapiens moderno	???		40
50				Musteriense y ???	??? ??? ???	Edad de piedra Media · Musteriense y ? H. sapiens modernos primitivos	50
60, 70	4		Musteriense y Neardental	Musteriense y Neardental	??? ???	Howieson Poort, Ateriense y H. sapiens modernos primitivos	60, 70
80	5a	Última interglaciación			industria de lascas y hachetas y H. Sapiens arcaico		80
90	5b						90
100	5c						100
110	5d		Musteriense y Neandertal	Musteriense y *H. sapiens* moderno primitivo		Edad de Piedra Media / Musteriense y *H. sapiens* modernos primitivos	110
120	5e						120
130	6	Penúltima glaciación	Acheulense, etc.	Acheulense, etc.			130
190							190

Comparación de continentes. El panorama de los orígenes de los humanos modernos que se deriva de las evidencias arqueológicas es cuando menos incompleto. En Europa, donde tales evidencias son las mejores, el panorama, bastante preciso, muestra una marcada transición hace unos 40.000 años, mientras que en Asia y África el retrato resulta menos claro. De modo similar, en Europa la congruencia entre arqueología y fósiles es buena, pero presenta paradojas en Asia y en África. (Por cortesía de Richard Klein/*Evolutionary Anthropology*.)

tan una fuerte pauta de variación regional», dice. «Muchas industrias se caracterizan por grandes números de hojas y verdaderos núcleos foliares. De poco más de tres docenas de yacimientos con faunas bien preservadas en África del Sur, siete o más presentan alguna combinación de herramientas de hueso, piedras decoradas o conchas de ostras decoradas.» De acuerdo con Brooks, estos conjuntos, por lo común conocidos como Howieson's Poort, indican la emergencia de la mente humana moderna hace ya 80.000 años. Richard Klein sugiere que Howieson's Poort debería ser considerado no como un precursor de las industrias de la Edad de Piedra Tardía sino más bien como una variante de la Edad de Piedra Media, y señala asimismo que en muchas áreas los conjuntos de Howieson's Poort son seguidos por industrias más típicas de la Edad de Piedra Media.

En cualquier caso si los humanos modernos se originaron en África y desde allí se desplazaron a Eurasia deberían haber dejado alguna pista de ello en sus tecnologías. Brooks arguye que no hay nada en el registro africano que pueda ser interpretado como precursor del Paleolítico Superior europeo. «No hay ninguna prueba de que fuera importado en una forma final a Europa», dice esta autora. Por su parte, el punto de vista de Pope es este: «Si los humanos anatómicamente modernos invasores llevaron con ellos innovaciones tecnológicas no dejaron ningún rastro de ello en el registro arqueológico de las regiones que colonizaron. El retrato que emerge de Asia es el de una tecnología lítica estable en la que la mayoría de los más primitivos conjuntos de instrumentos de piedra son por lo común cualitativamente inseparables de los conjuntos recientes». Klein sugiere, por su parte, que no es descabellado ver el comportamiento humano moderno en África como precursor del de Eurasia y que las diferencias son simplemente las resultantes de las acaecidas en un producto flexible culturalmente como consecuencia de la distancia geográfica y del paso del tiempo.

Otra posible explicación de la disparidad existente entre las fechas de las primeras apariciones de la anatomía moderna y de la conducta moderna en África es que se trata de algo ilusorio, tal como hace Klein al señalar que la modernidad de Skhul y Qafzeh puede haber sido sobrevalorada. Este autor sugiere que, por ejemplo, los especímenes de Klasies River Mouth son «remarcablemente variables... por lo que respecta a la expresión de una morfología completamente moderna». Quizá estos y otros pretendientes a primeros humanos anatómicamente modernos —sigue diciendo este autor— deberían ser denominados más bien «casi modernos». El descubrimiento de conjuntos indubitados correspondientes a la Edad de Piedra Tardía de una antigüedad considerablemente superior a los 40.000 años podría contribuir a resolver esta aparente paradoja.

Para la arqueóloga de la Universidad de Illinois, Olga Soffer, la paradoja es explicable si no se insiste demasiado en un estrecho acoplamiento entre anatomía y comportamiento. Dicha autora sugiere que el comportamiento moderno surge de un drástico cambio en las relaciones sociales, que incluiría el comienzo de la familia nuclear moderna como unidad social de producción y el concepto moderno de parentesco y ascendencia. Esta autora subraya que los humanos experimentaron un brusco cambio desde una subsistencia de recolección a otra de producción de alimentos hace 10.000 años que no requirió ningún cambio biológico aparente.

Queda claro que las evidencias arqueológicas disponibles actualmente no permiten resolver la cuestión de la naturaleza y el ritmo temporal del origen de los humanos modernos. Incluso allí donde las evidencias son relativamente completas, las opiniones acerca de su interpretación difieren. No debe extrañarnos pues que haya poco acuerdo cuando las evidencias son escasas. Pero ello plantea también la cuestión de cuanta evidencia sería precisa, y de qué tipo, para poder alcanzar un acuerdo generalizado.

XXVIII. DESARROLLO DEL CEREBRO

Este capítulo trata del contexto y de las consecuencias de la evolución del cerebro humano. Por lo que respecta al contexto veremos algunas de los determinantes biológicos bajo los que ha tenido lugar este extraordinario evento evolutivo, mientras que las consecuencias podrían arrojar alguna luz sobre algunas de las presiones de selección que empujaron dicho cambio.

La pregunta a contestar es la siguiente: ¿cómo llegaron a alcanzar una poder de inteligencia creativa tan extraordinario, un poder que seguramente era muy superior al que habrían necesitado en la vida diaria unos cazadores-recolectores tecnológicamente primitivos? Para explorar este acertijo deberemos tratar de tres aspectos de la evolución mental humana: la expansión del cerebro y la inteligencia, la consciencia y el lenguaje (capítulo XXIX). De forma inevitable estas tres cualidades se hallan fuertemente entrelazadas.

Aunque el linaje homínido se remonta en el pasado hasta al menos 5 millones y posiblemente hasta 10 millones de años atrás, las evidencias fósiles acerca del tamaño cerebral tienen una antigüedad máxima de sólo 3 millones de años, hasta los especímenes de *Australopithecus afarensis* procedentes de Hadar, en Etiopía. A pesar de esta perspectiva algo limitada de la historia de los homínidos está claro que la expansión cerebral fue grande y rápida. Durante estos tres millones de años el tamaño del cerebro se triplicó, pasando de unos 400 cm^3 hasta unos 1350 cm^3, que es el valor promedio de las poblaciones modernas. Impresionante por sí mismo dicho aumento es todavía más sorprendente cuando, tal como ha destacado Harry Jerison de la Universidad de California, en Los Angeles, «no hay evidencias de un cambio parecido en

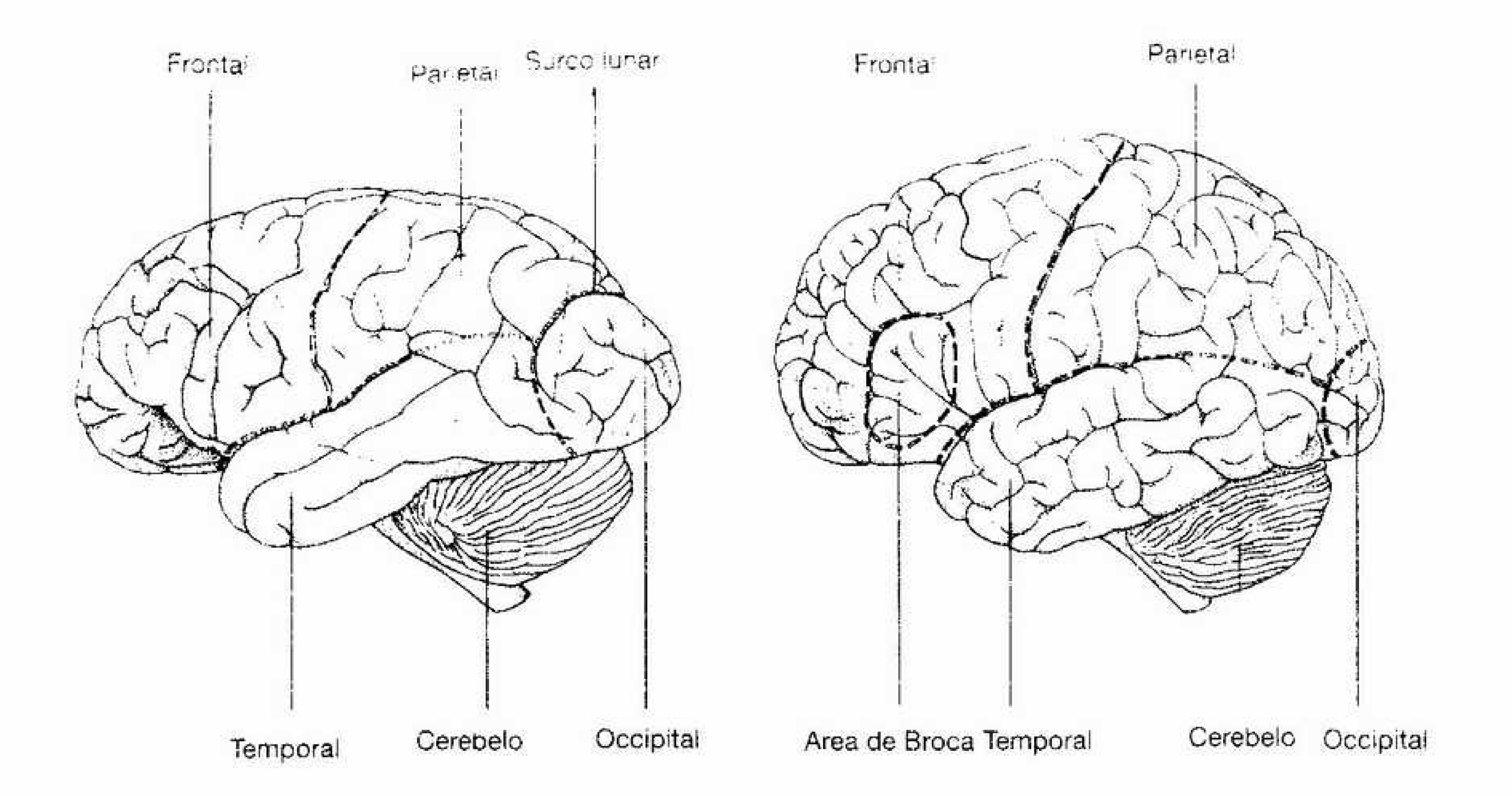


Diagrama del cerebro humano y de un simio típico. El gran cerebro humano (izquierda) comparado con el de un chimpancé se distingue también por el lóbulo occipital relativamente pequeño y el gran lóbulo parietal. (Por cortesía de Ralph Holloway/*Scientific American*, 1974, todos los derechos reservados.)

cualquier otro mamífero (durante el mismo período)». En otras palabras, la expansión cerebral entre los homínidos no formó parte de una tendencia general en la historia reciente de los mamíferos.

Para comprender mejor esta expansión nos fijaremos primero en algunas características del cerebro humano en el contexto de la biología de los primates, para detenernos después en las evidencias fósiles de dicha expansión. Finalmente consideraremos algunas de las ideas actualmente expuestas para explicar este fenómeno.

Antes que nada es preciso decir que el cerebro es un órgano muy caro de mantener. En los humanos adultos, por ejemplo, aún cuando representa sólo el dos por ciento del peso corporal total, el cerebro consume el 18 por ciento del presupuesto energético. «Uno puede preguntarse por consiguiente —dice Robert Martin— de qué manera, a lo largo de la evolución humana, estuvo progresivamente disponible la energía adicional para cubrir las necesidades de un cerebro en constante aumento.»

Tal como hemos visto en el capítulo XI, los factores que inte-

gran el ciclo biológico —duración de la gestación, tasa metabólica, precocidad versus altricidad, etc. — pueden constituir factores importantes para que el cerebro de una especie pueda desarrollarse. En este contexto dos tipos principales de ideas han sido propuestas en los últimos años tratando de enfocar la problemática que debieron enfrentar los homínidos con respecto a su expansión cerebral.

La primera, propuesta por Martin, es que la tasa metabólica de la madre es clave para hacer frente al tamaño del cerebro de una especie: a mayor tasa metabólica, mayor tamaño cerebral potencial. La segunda, propuesta por Mark Pagel y Paul Harvey de la Universidad de Oxford es que la duración de la gestación y el tamaño de la camada son factores determinantes: una gestación larga y una sola cría por parto son óptimas para especies de cerebro grande. Según sus autores ambas hipótesis tienen soporte empírico, pero el debate acerca de cuál tiene más fundamento continúa. Con independencia de cuál resulte ser correcta, lo cierto es que ambas estrategias requieren un mismo tipo de contexto ambiental: aporte alimenticio muy energético y estable con un mínimo de presión de predación.

Bien dotados mentalmente como están, los humanos y otros primates son parte de una pauta claramente marcada en el conjunto de los mamíferos. Los mamíferos están alrededor —dependiendo del tipo de medida que se use— de diez veces más cerebrados que los reptiles y los anfibios. Esta progresión continuada, que representa importantes y repetidas innovaciones y radiaciones evolutivas, supone poder edificar, en las cabezas de las especies implicadas, una «realidad» más y más sofisticada.

De manera que por el hecho de ser mamíferos, los primates están mejor equipados mentalmente por definición que cualquier reptil. Sin embargo, dos órdenes de mamíferos tienen cerebros significativamente mayores que el resto: los primates y los cetáceos (ballenas). Y entre los primates, los antropoides (monos y simios) los que más. Sólo los humanos descuellan por encima de la cúspide mono/simio: el cerebro de *Homo sapiens* es tres veces mayor que el de un simio del mismo tamaño corporal.

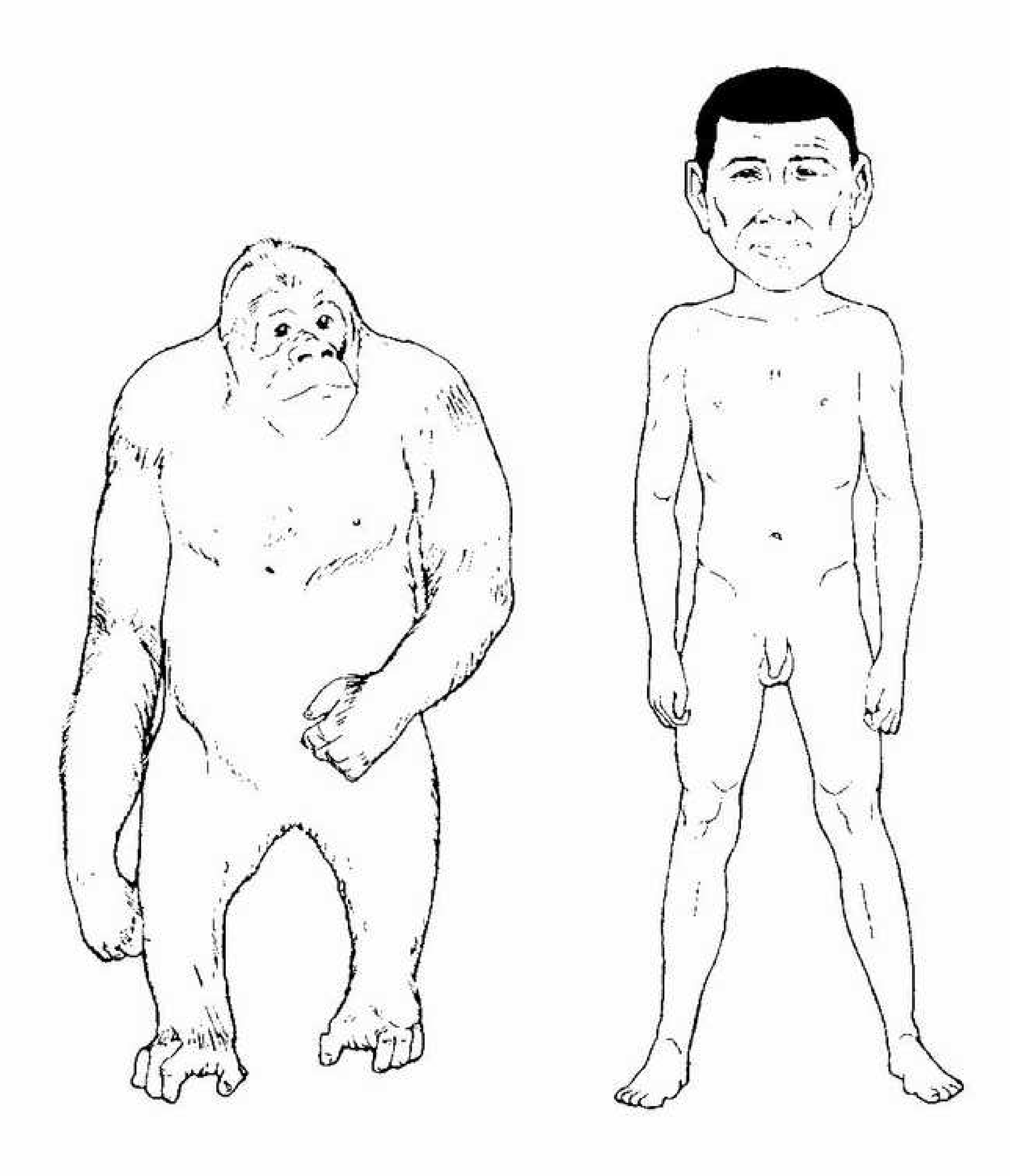
La necesidad de desarrollar un cerebro tan grande ha distorsionado diversas características del ciclo biológico tal como se pre-

sentan en otros primates. Por ejemplo, el cerebro de un simio adulto es unas 2,3 veces mayor que el cerebro de un recién nacido (neonato) mientras que en los humanos dicha diferencia es de 3,5 veces. Más drástica, sin embargo, es la diferencia de tamaño entre un humano neonato y un simio recién nacido. Si bien los humanos tienen un tamaño corporal parecido al de los simios (57 kilogramos en comparación con los 30 a 100 kilogramos de éstos) y un período de gestación similar (270 días en comparación con los 245 a 270), los neonatos humanos son, aproximadamente, dos veces mayores y tienen cerebros dos veces mayores que los simios recién nacidos. «De ello puede concluirse que las madres humanas dedican, durante un tiempo estándar, una cantidad relativamente mayor de energía y de otros recursos al desarrollo corporal y cerebral del feto que nuestros parientes más próximos —los grandes simios—», señala Martin.

Otra diferencia importante es la pauta de desarrollo. En los mamíferos con jóvenes precoces —entre los cuales los primates— el desarrollo cerebral tiene lugar rápidamente hasta el momento del nacimiento, momento a partir del cual sigue una fase más lenta de alrededor de un año de duración. En los humanos, por el contrario, la fase prenatal de desarrollo cerebral rápido continúa hasta bastante después del nacimiento, una pauta de desarrollo propia de las especies altrices. Sin embargo una diferencia con las especies altrices es que en los humanos la fase postnatal de desarrollo cerebral rápido (tasa fetal) continúa durante un período de tiempo relativamente más largo de lo que es típico en dichas especies. Este efecto confiere a los humanos el equivalente de un período de gestación de 21 meses (9 intrauterinos, 12 fuera).

Este modelo único de desarrollo ha sido denominado altricidad secundaria. Una consecuencia importante es que las crías humanas son bastante más desvalidas y durante bastante más tiempo que los jóvenes de los grandes simios. Este período prolongado de cuidados infantiles y el subsiguiente «aprendizaje» ha debido ejercer un importante impacto en la vida social de los homínidos.

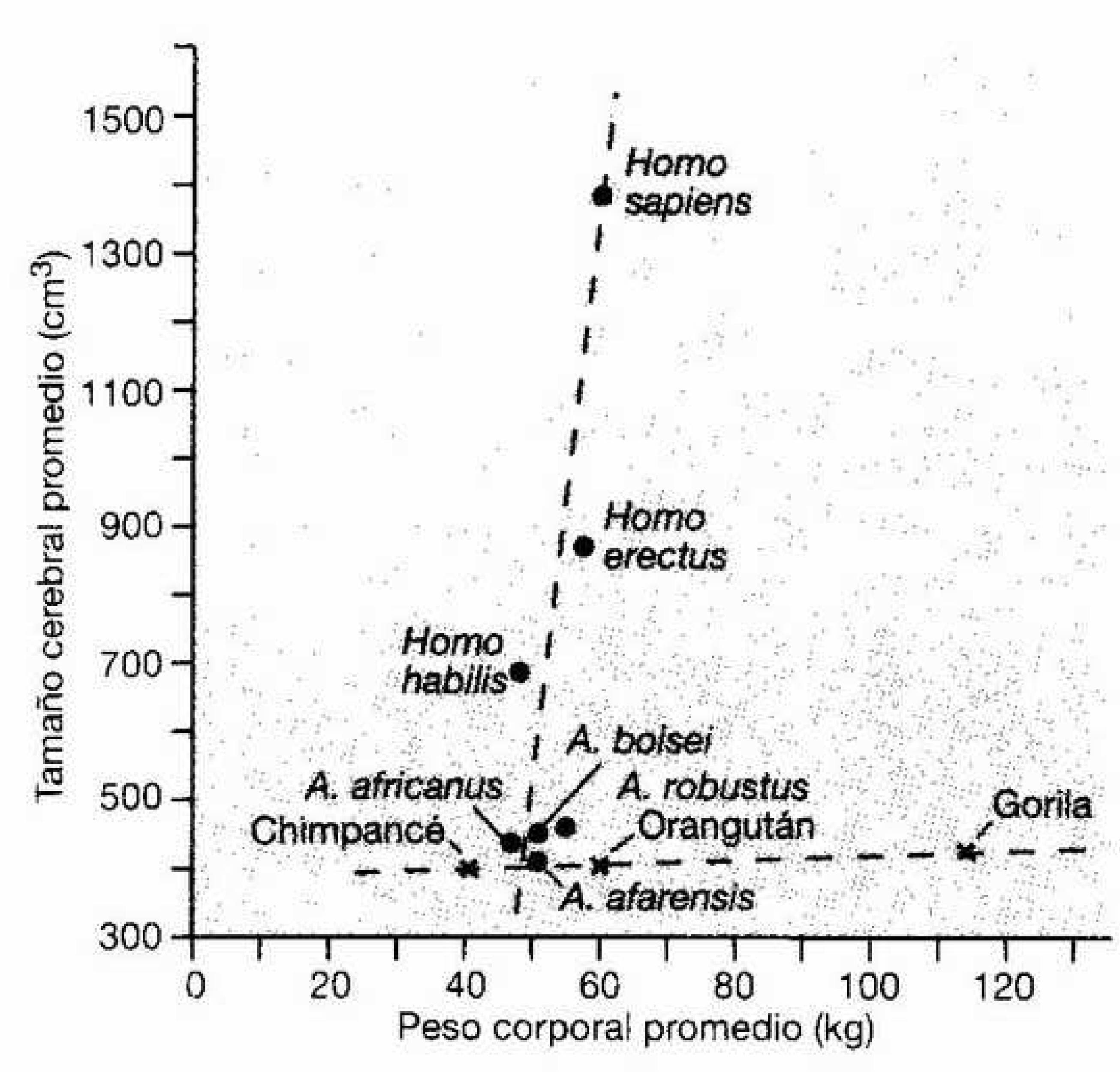
Las evidencias fósiles de la evolución del cerebro son de dos tipos: una indicación del tamaño absoluto e información acerca de los rasgos superficiales del cerebro —circunvoluciones y fisuras—. Ambos tipos de evidencias pueden ser obtenidos de los moldes



Desarrollo del cerebro humano. El cerebro humano es tres veces mayor del que le correspondería a un simio del mismo tamaño corporal.

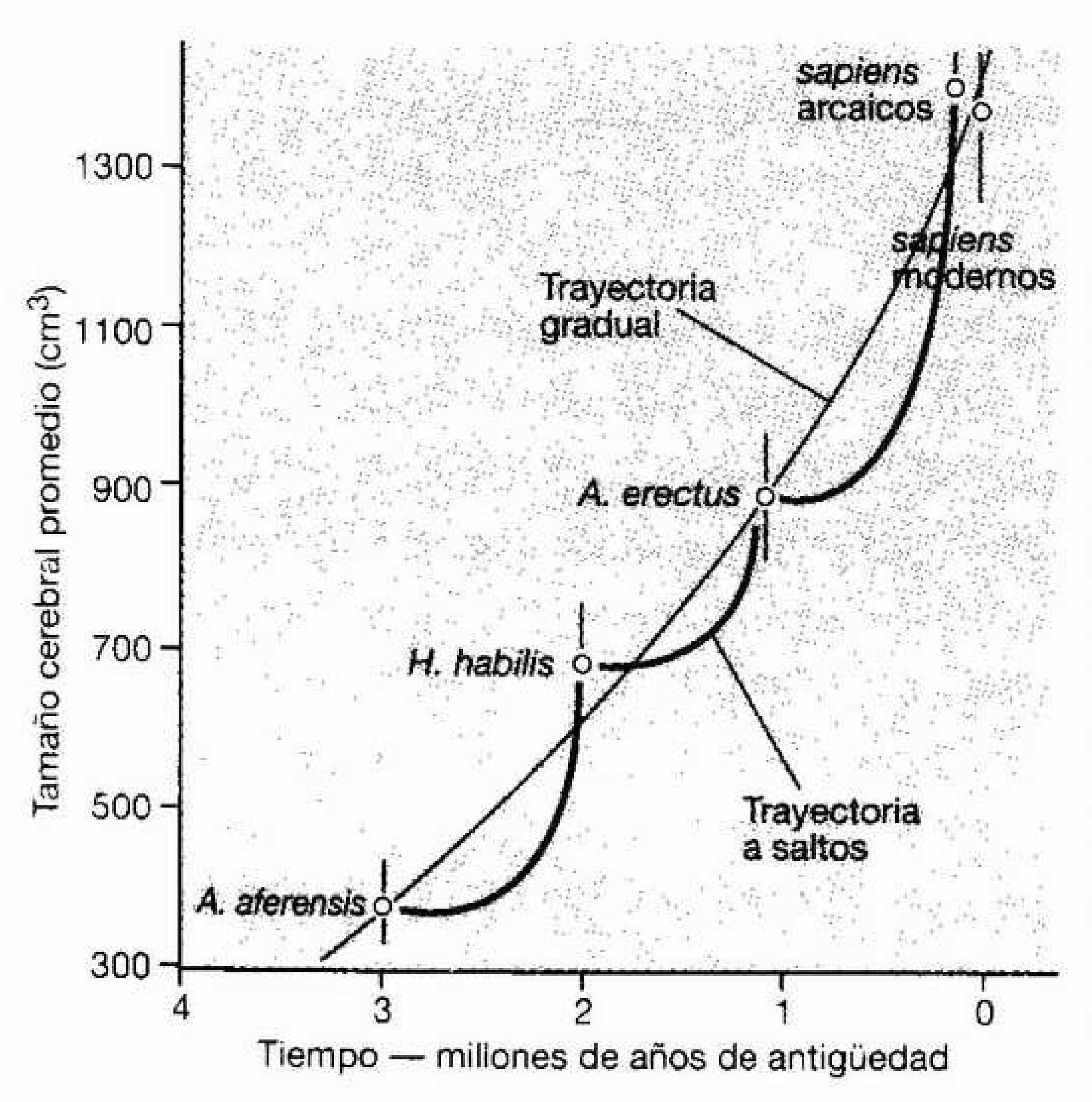
internos tanto naturales como artificiales en donde es posible observar las circunvoluciones cerebrales que han dejado su huella en la superficie interna del cráneo.

El tamaño cerebral constituye el primer, y el más obvio, tipo de información buscado y a menudo puede obtenerse incluso a partir de cráneos parciales. En consecuencia disponemos de una buena cantidad de datos acerca del aumento del tamaño cerebral, empezando con los relativos a los *Australopithecus afarensis* de hace algo más de 3 millones de años. Con una capacidad de algo menos de 400 cm^3 a menudo se ha dicho del cerebro de estos australopitecinos que es más o menos el mismo que el de los modernos gorilas y chimpancés. Sin embargo dicha afirmación es errónea por dos motivos: en primer lugar, los primeros australopitecinos tenían un tamaño corporal más pequeño que los gorilas



Cerebros y cuerpos. Si bien en el linaje *Homo* no ha tenido lugar un aumento drástico del tamaño corporal el tamaño cerebral ha aumentado en términos absolutos (y por tanto relativos también) desde *habilis* a *erectus* y de éste a *sapiens*. El tamaño cerebral no cambió significativamente entre los australopitecinos ni tampoco entre los simios modernos, a pesar del diferente y mayor tamaño corporal de estos últimos.

modernos y en segundo lugar porque muy probablemente los cerebros de los simios modernos son más grandes que los de sus antepasados de hace 3 millones de años. Por tanto, es correcto decir que el aumento de tamaño del cerebro ya se había iniciado en el momento de la aparición de *Australopithecus afarensis*.



Cerebros a lo largo del tiempo. Durante los últimos tres millones de años el tamaño cerebral se ha incrementado tres veces en términos absolutos. Si este aumento se ha producido gradual (como señala la línea continua) o episódicamente (a saltos) es algo que sólo podrá conocerse cuando dispongamos de más fósiles datados con precisión.

Esquemáticamente hablando puede decirse pues que el tamaño cerebral de los australopitecinos era de unos 400 cm³ y que no aumentó significativamente durante el tiempo de existencia de dicho género. Un aumento más marcado se aprecia con el origen del género *Homo*, especialmente con *Homo habilis* que existió desde hace unos 2,5 a 1,6 millones de años y que presentaba un tamaño cerebral que va de los 650 a los 800 cm³. La gama de *Homo erectus*, que vivió hace entre 1,6 millones y 300.000 años es de 850 a algo más de 1.000 cm³. Los *Homo sapiens* arcaicos —neandertales incluidos— oscilan entre 1.100 y más de 1.400 cm³, una cifra superior a la de los humanos modernos. Usando el coeficiente de encefalización (EQ*), una medida del tamaño del cerebro en relación al tamaño corporal esta progresión puede ser considerada de una forma más objetiva. Las especies de australopitecinos tienen unos EQ en la región del 2,5, en comparación con el 2 de los chimpancés modernos. En *Homo habilis* esta cifra es de 3,1, en los *Homo erectus* primitivos 3,3 y en los humanos modernos 5,8.

Considerando la estructura global del cerebro que revelan los moldes internos es posible diferenciar una organización cerebral simiesca y una organización cerebral humana. Cada hemisferio cerebral presenta cuatro lóbulos: frontal, temporal, parietal y occipital. Muy brevemente puede decirse que en el tipo de organización cerebral humana predominan los lóbulos parietal y temporal, mientras que en el modelo de organización simiesco ambos lóbulos son mucho más pequeños. Además, los lóbulos frontales humanos presentan muchas más circunvoluciones que en los simios.

Es por supuesto de gran interés para los antropólogos conocer en qué momento de la historia de la evolución de los homínidos emergió la organización cerebral humana. Ralph Holloway de la Universidad de Columbia ha examinado con detalle una amplia variedad de moldes internos de homínidos fósiles, incluyendo *Australopithecus afarensis* concluyendo que su organización cerebral era muy humana. Esto incluye la posición del surco lunar, una corta estría del margen de los lóbulos occipital y temporal. Como consecuencia de la distinta organización cerebral de los humanos, dicho surco es relativamente más posterior que en los simios. En

* Del inglés, *encephalization quotient*.

todos los moldes internos de homínidos fósiles en que puede identificarse el surco lunar, éste ocupa una posición humana, señala Holloway.

Sin embargo, en 1980 Dean Falk, de la State University de Nueva York, en Albany, puso en duda dicho aserto tras un estudio de los moldes internos de los homínidos sudafricanos. Desde entonces ambos investigadores han intercambiado más de una docena de artículos en los que defienden, con resolución, sus posiciones respectivas. Muy recientemente la posición de Falk ha recibido apoyo, de forma independiente, por parte de dos investigadores: Este Armstrong y Harry Jerison. Si la reorganización del cerebro hacia la configuración humana hubiera empezado sólo con el origen de *Homo* mientras que los australopitecinos fueron esencialmente simiescos, entonces esto concordaría con otros eventos de la prehistoria humana, entre los cuales el cambio hacia un modelo humano de ciclo biológico con el origen de *Homo*, la evolución de unas proporciones corporales humanas, la reducción del dimorfismo en el tamaño corporal y la aparición de las primeras tecnologías de fabricación de herramientas. Falk ha argumentado que un rasgo anatómico importante para el crecimiento cerebral en *Homo* fue la adopción de una distribución repartida de los vasos sanguíneos que permitiera un enfriamiento eficaz, algo que se conoce como la hipótesis del radiador.

Es relativamente fácil trazar la gráfica de la expansión cerebral a lo largo de la historia de los homínidos, pero ¿cómo medir el aumento de la inteligencia a lo largo del tiempo? El registro fósil es notoriamente escaso en indicaciones tangibles del trabajo de la mente. Los cuentos narrados alrededor de la fogata de un campamento, los complejos dibujos sobre la arena o las danzas que encierran elementos sociales mitológicos no dejan trazas pero constituyen sin embargo la esencia de una sociedad de cazadores-recolectores. Es cierto que las pinturas y gravados que revelan actividades mentales relacionadas con aspectos básicos de la subsistencia son algo que puede ser identificado como la quintaesencia de lo humano, pero son cosas que no aparecen hasta muy tarde en nuestra historia (capítulo XXX).

Lo que nos resta son las herramientas de piedra y otros testimonios de la actividad económica. Como hemos visto en los capítulos XXI, XXIV y XXVII, la expansión de la complejidad y la estandarización se impusieron de forma muy lenta en las industrias líticas prehistóricas. Utilizando los criterios de la teoría psicológica de Piaget, el arqueólogo Thomas Wynn de la Universidad de Colorado ha analizado algunas de las industrias líticas primitivas en busca de señales de inteligencia humana. «La aparición de una inteligencia inequívocamente humana no había tenido lugar en los tiempos olduvenses», concluye dicho autor en referencia a los fósiles y a los restos arqueológicos de la Garganta de Olduvai, datados hace entre 1,9 y 1,6 millones de años. Esta es la época de *Homo habilis*, pero anterior a *Homo erectus*. «Esto sugiere que la selección para una inteligencia organizativa compleja no formó parte de la adaptación homínida original.»



El medio social. La socialización ha devenido una parte importante de la vida de los primates; el establecimiento de alianzas y la explotación del conocimiento de las alianzas de otros es algo clave para el éxito reproductor del individuo. Los biólogos están empezando a pensar que la exigencia intelectual de una interacción social compleja fue una importante fuerza de la selección natural en la expansión de los cerebros de los primates, y en definitiva, de lo humanos.

Una última luz que las evidencias fósiles pueden proporcionarnos en relación con la expansión cerebral tiene que ver con su impacto sobre la organización social, específicamente en el cuidado de las crías. Una vez que los homínidos se habrían apartado de la pauta primate básica de desarrollo cerebral, dando lugar a niños mucho más desvalidos cuyos cerebros continuaban aumentando según una tasa fetal, habrían necesitado dedicar a su cría más tiempo y más recursos. Es teóricamente posible tal como señala Robert Martin que no haya sido preciso ningún cambio en el

cuidado de las crías hasta que el cerebro humano adulto no hubiera sobrepasado los 873 cm³, cifra que representa la transición de *Homo habilis* a *Homo erectus*. El argumento es el siguiente.

Supongamos que los homínidos han llevado a cabo todos los demás cambios en el desarrollo fetal —mayor desarrollo corporal y cerebral— pero que revierten al modelo primate básico de neonato. Este modelo les habría permitido un desarrollo cerebral doble en el momento del nacimiento (en la actualidad es de 2,3). El tamaño cerebral de los recién nacidos humanos es ahora de 384 cm³, multipliquémoslo por 2,3 y obtendremos 873 cm³. Este cálculo teórico se basa en la asunción de que el canal pélvico de las hembras *Homo habilis* o de los primitivos *Homo erectus* podría haber acomodado la cabeza de un neonato del tamaño de un niño moderno.

Por lo que se desprende de las evidencias fósiles disponibles hasta el momento está claro que el canal pélvico de los homínidos era, en aquel momento de la historia, más estrecho que el de las mujeres modernas. Esto significaría que el cambio hacia un modelo de desarrollo cerebral postnatal humano podría haber tenido lugar ya en *Homo habilis*, presumiblemente en paralelo con un impacto sobre la organización social.

Volvamos de los fósiles a las teorías. Teorías acerca de la presión (o presiones) de selección que empujaron la expansión cerebral. Durante mucho tiempo fue popular la noción de que la muy obvia diferencia existente entre los homínidos y los simios —los humanos hacen y utilizan herramientas de piedra— era la causa más probable: el tamaño cerebral triple de los homínidos se vio acompañado por un incremento de la complejidad en la tecnología de construcción de herramientas. «El hombre, el constructor de herramientas» fue la expresión, durante los cincuenta, de este punto de vista, a la que siguió, una década más tarde, «El hombre, el cazador». En ambos casos se hacía énfasis en el dominio de los asuntos prácticos como el motor de la expansión cerebral de los homínidos.

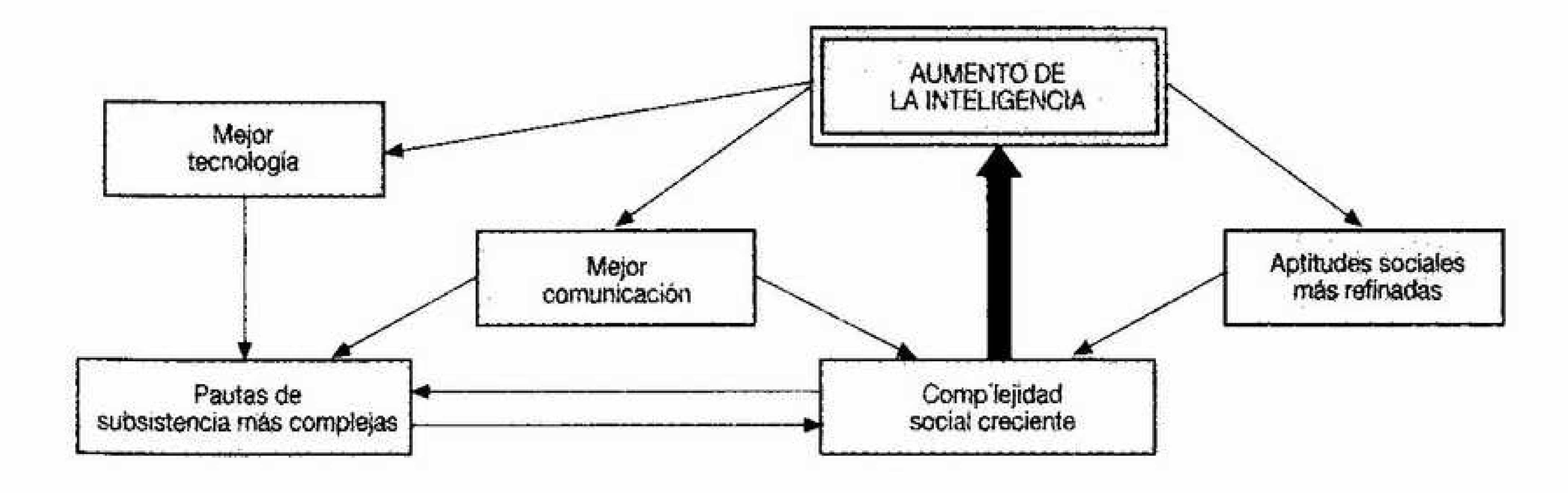
En los tiempos más recientes han aparecido nuevas ideas que pueden expresarse con la frase «El hombre, el animal social». Parte de la razón para este cambio de opinión proviene de los estudios de campo de los primates, que están alcanzando ahora un

importante grado de madurez. Además se ha producido asimismo una mayor introspección sobre la propia mente humana, en particular con respecto a la consciencia.

Esta nueva perspectiva de «El hombre, el animal social» se inicia con una paradoja, de naturaleza similar a la paradoja humana: pruebas de laboratorio han demostrado sin lugar a dudas que monos y simios son extraordinariamente inteligentes mientras que estudios de campo han puesto de manifiesto que las vidas diarias de estas criaturas son relativamente poco exigentes, en el dominio de la subsistencia por lo menos. ¿Por qué se ha desarrollado entonces este alto grado de inteligencia?

La respuesta puede encontrarse en el ámbito de la vida social de los primates. Aunque superficialmente el ambiente social de los primates no parece ser más exigente que el de otros mamíferos —el tamaño y la composición de los grupos sociales es parejo, por ejemplo, entre las especies de antílopes— las *interacciones* dentro del grupo son bastante más complejas. En otras palabras, para un primate no humano en el campo, aprender la distribución y el probable momento de madurez de los recursos alimenticios ambientales es un juego intelectual de niños en comparación con la predicción —y el manejo— del comportamiento de otros individuos del grupo. ¿Pero por qué serían tan complejas, tan maquiavélicas, las interacciones sociales en las sociedades de primates?

Cuando observamos otras especies de mamíferos y contempla-



Complejidad social y aumento de la inteligencia. La necesidad de arrostrar una complejidad social creciente —que incluiría pautas de subsistencia cada vez más exigentes, pero particularmente una estructura social más ramificada e interacciones sociales más impredecibles— pudo haber significado una incisiva presión de selección en favor del aumento de la inteligencia.

mos casos de conflicto entre dos individuos es normalmente fácil predecir quién ganará: el más grande, el que tiene caninos o cuernos mayores o cualquier otra herramienta apropiada para el combate. Pero no sucede así en los monos y en los simios. Los individuos consumen gran cantidad de tiempo estableciendo redes de «amistad» y observando las alianzas de otros. Como resultado de ello, un individuo físicamente inferior puede triunfar sobre otro más fuerte a condición de que el desafío se produzca en el momento en que los amigos están a mano para defenderlo y de que los aliados del oponente se hallen ausentes.

«Las alianzas son interacciones sociales bastante más complejas que las contiendas entre dos animales», señala Alexander Harcourt de la Universidad de Cambridge. «La capacidad de procesar información necesaria para el éxito es bastante mayor, y a medida que se añaden nuevos participantes en las interacciones su complejidad crece de forma geométrica, no aritmética... En suma, los primates son consumados estrategas sociales».

En una reciente revisión de buena parte de los datos de campo relevantes acerca de la inteligencia social de los primates, Dorothy Cheney, Robert Seyfarth (ambos en la Universidad de Pensilvania) y Barbara Smutts (de la Universidad de Michigan) plantean la cuestión: «¿son capaces —los primates— de procesos cognitivos superiores que son centrales en las interacciones sociales humanas? La pregunta es importante, ya que si el intelecto antropoide, aguzado por una compleja organización social, es simplemente más agudo que el promedio de los mamíferos y más versado en la resolución de puzzles psicológicos, entonces no iguala la inteligencia *creativa* en la que estamos interesados.

Cheney y sus colegas no han encontrado dificultades en hallar numerosos ejemplos de comportamiento primate que parecen reflejar una cognición social de tipo humano. Estos investigadores concluyen que «los primates pueden predecir las consecuencias de su comportamiento para otros y comprender lo suficiente de los motivos de los demás como para ser capaces del engaño y otras sutiles formas de manipulación». De manera que si, como parece ser el caso, el intelecto primate no humano ha sido estimulado, no en el dominio de los asuntos prácticos sino en la dura escuela de la interacción social, seguimos enfrentados a la pregunta, ¿por qué?

¿Qué ventajas encuentran los primates en consentir el establecimiento de alianzas y el engaño? La respuesta, procedente también de los estudios de campo, es que los individuos que están versados en el establecimiento y en el mantenimiento de alianzas también tienen un mayor éxito reproductor: establecer alianzas ayuda a tener acceso potencial a las oportunidades de apareamiento.

Una vez que un linaje ha tomado el camino evolutivo de utilizar las alianzas sociales para afianzar su éxito reproductor se encuentra con lo que Nicholas Humphrey, psicólogo de la Universidad de Cambridge, denomina una espiral evolutiva. «Una vez una sociedad ha alcanzado cierto grado de complejidad las nuevas presiones internas que se suscitan le llevan a incrementar todavía más su complejidad», explica, «porque en una sociedad (de este tipo) los «adversarios» intelectuales de un animal son miembros de su propia comunidad reproductora, y en esas circunstancias no es posible volver atrás».

¿Y qué pinta en todo esto la consciencia? Humphrey la describe como un «ojo interior» en un voluntario juego de palabras. La consciencia es una herramienta —la herramienta última— del animal social. Al ser capaz de mirar en su propia mente y «ver» sus reacciones frente a las cosas y a los otros individuos, uno es capaz de predecir con mayor precisión cómo reaccionarán los otros frente a estas mismas cosas e individuos. La consciencia erige una realidad mejor, una realidad más acorde con el mundo altamente social en el que habitan los humanos.

XXIX. LOS ORÍGENES DEL LENGUAJE

Una de las grandes frustraciones de los antropólogos es que el lenguaje —una cualidad específica de nuestra especie de la que nos sentimos tan justificadamente impresionados— resulta virtualmente invisible en el registro fósil, de manera que no podemos estar seguros de la existencia del lenguaje hasta el momento en que fueron utilizadas formas permanentes de escritura. Las primeras inscripciones en tabletas de arcilla se encuentran entre los restos fósiles de la civilización sumeria, de unos 6.000 años de antigüedad, aunque nadie cree que ello signifique el origen del lenguaje hablado. Al contrario, se han buscado otras pistas en las herramientas de piedra, en las indicaciones de la organización social y económica así como en el contenido y en el contexto de las pinturas y otras formas de expresión artística y también en los propios restos fósiles.

En primer lugar los fósiles. En los últimos años los investigadores han buscado dos tipos de evidencias en los fósiles de homínidos: en primer lugar la información procedente de los moldes internos, aquellos bastos mapas de las características de la superficie del cerebro; y en segundo lugar indicaciones acerca de la anatomía de las estructuras del cuello que producen la voz: laringe y faringe.

La principal maquinaria neural para las funciones relacionadas con el lenguaje está localizada en la gran mayoría de las personas en el hemisferio izquierdo, incluso en las personas más zurdas. Pero al igual que sucede con muchas funciones mentales complejas, las capacidades para el lenguaje no pueden atribuirse con precisión a centros concretos. Tradicionalmente, el área de Broca —una pequeña protuberancia en la zona delantera del lado izquierdo del cerebro— ha sido asociada con el lenguaje y en parti-

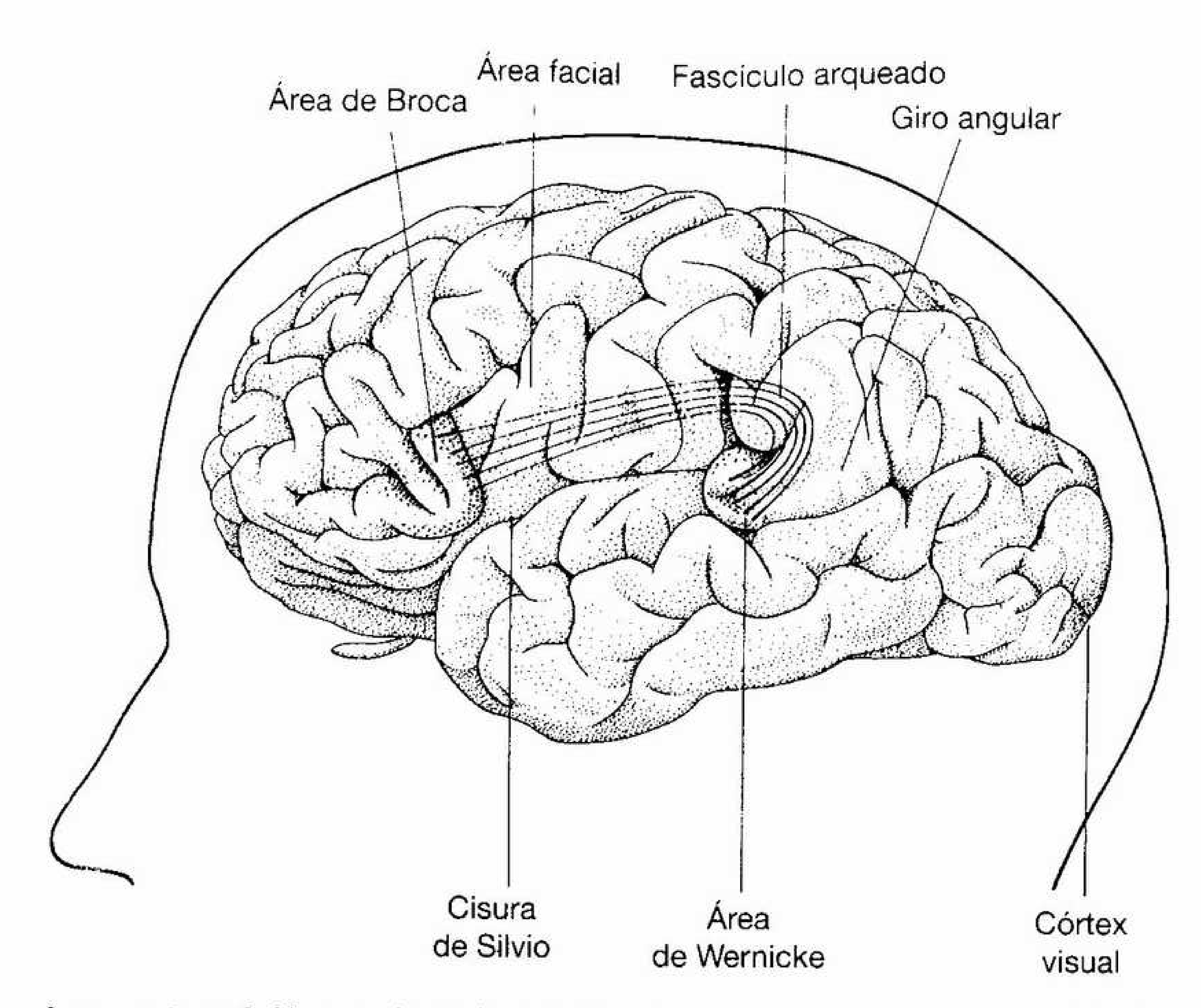
cular con la producción de sonidos. Sin embargo, recientes estudios de escáner de tomografía de emisión de positrones (PET) muestran que se trata de una simplificación. Un segundo centro —el área de Wernicke, situada algo por detrás del área de Broca— está implicado en la percepción del sonido mientras que muchos otros aspectos del lenguaje, por ejemplo el léxico o vocabulario con el que trabajamos, contraviene cualquier localización precisa.

Los paleoneurólogos han obtenido algunas pistas acerca de las capacidades de lenguaje a partir de los moldes internos de los fósiles. Señales del área de Broca han sido encontradas en *Homo habilis* y en especies posteriores de *Homo*, pero no en los australopitecinos. Por este motivo, la paleoneuróloga Dean Falk cree que la capacidad del habla alcanzó un cierto grado de desarrollo al inicio del linaje *Homo*. Dicha autora está, sin embargo, en desacuerdo con Ralph Holloway, quien sostiene que la capacidad del habla empezó antes, entre las especies de australopitecinos, basando su conclusión en la reorganización cerebral de tipo humano que él detecta en los australopitecinos, mientras que Falk no encuentra dicha reorganización en la dirección humana hasta la aparición de *Homo* (capítulo XXVIII).

¿Si los cerebros fósiles dan pistas tan esquivas de las capacidades verbales de nuestros antepasados qué podemos aprender del aparato productor de la voz? Un cierto número de investigadores han tratado de resolver esta cuestión en los últimos años, en particular Edmund Crelin, Philip Lieberman y Jeffrey Laitman. De modo quizá no sorprendente, los humanos han adquirido un tracto vocal único en el mundo animal.

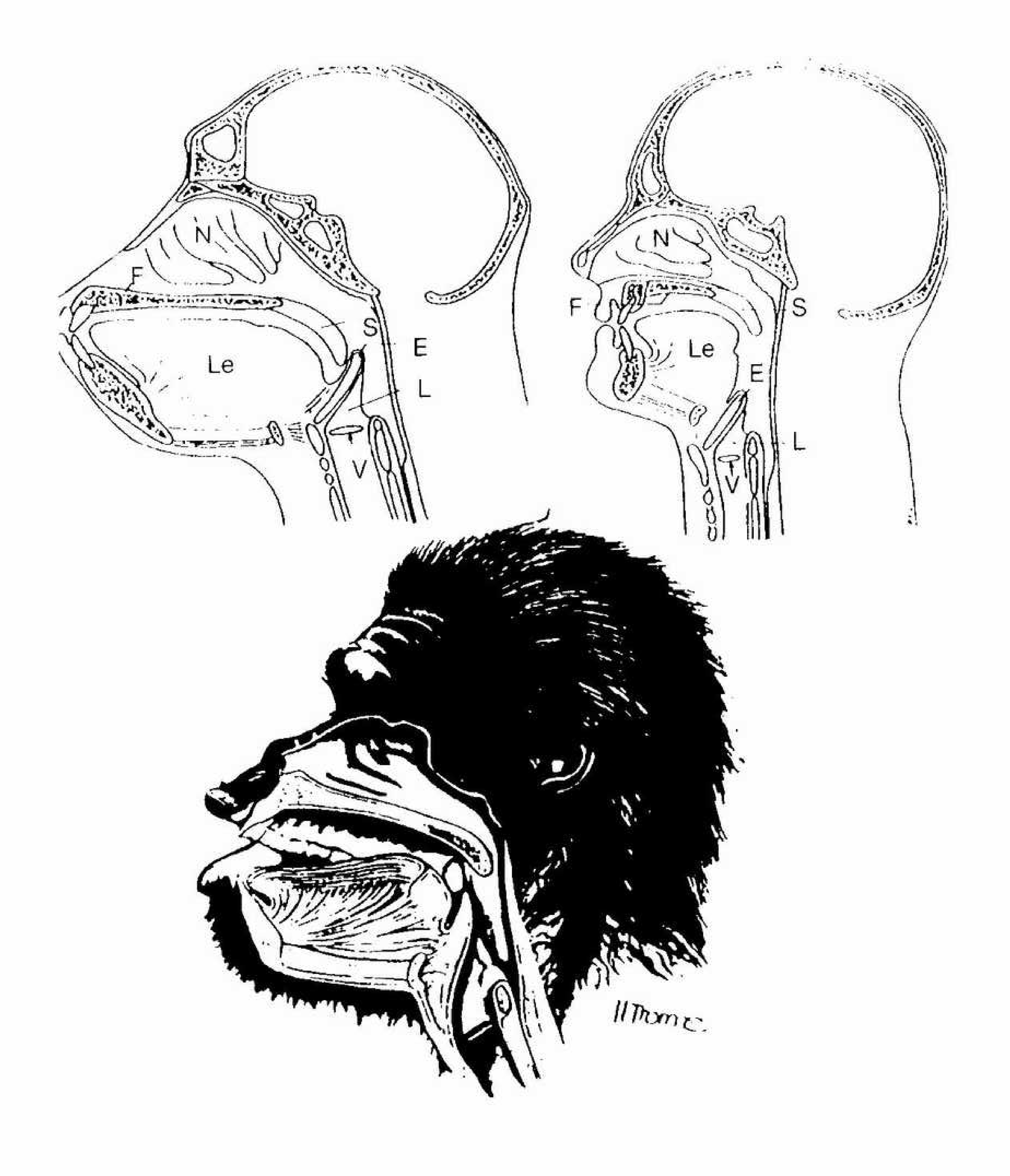
En los mamíferos existen dos modelos básicos para la posición de la laringe en el cuello. La primera posición es elevada, lo que permite al animal tragar (sólidos o líquidos) y respirar al mismo tiempo. En el segundo modelo la posición de la laringe en el cuello es baja, en una ubicación tal que el paso del aire queda temporalmente cerrado durante la deglución, ya que de otra manera los sólidos o líquidos podrían bloquearla y causar su colapso. Los humanos adultos presentan el segundo modelo, mientras que todos los demás mamíferos y los crías humanas presentan el primero.

En relación a la capacidad de lenguaje la posición baja de la



Los centros del lenguaje. El área de Wernicke, que parecer ser responsable del contenido y la comprensión del habla está conectada por un paquete de fibras nerviosas, el fascículo arqueado, al área de Broca, la cual influye sobre las áreas cerebrales que controlan el movimiento de los labios, la mandíbula, la lengua, la úvula y las cuerdas vocales durante el habla. Estos centros nerviosos se encuentran localizados de ordinario en el hemisferio cerebral izquierdo, incluso en muchos zurdos. (Por cortesía de Norman Geschwind/*Scientific American*, 1972, todos los derechos reservados.)

laringe aumenta mucho el espacio disponible por encima de ella y, «en consecuencia, los sonidos emitidos por la laringe pueden ser modificados en un grado mayor de lo que es posible para los recién nacidos y los mamíferos no humanos», explica Laitman. Los mamíferos no humanos sólo pueden modificar los sonidos producidos en la laringe a base de alterar la forma de la cavidad oral y de los labios. Los humanos recién nacidos mantienen el modelo mamífero básico hasta cerca del año y medio o dos años de vida, momento en el que la laringe empieza a migrar hacia una posición más inferior en el cuello, alcanzando la configuración adulta hacia los 14 años.

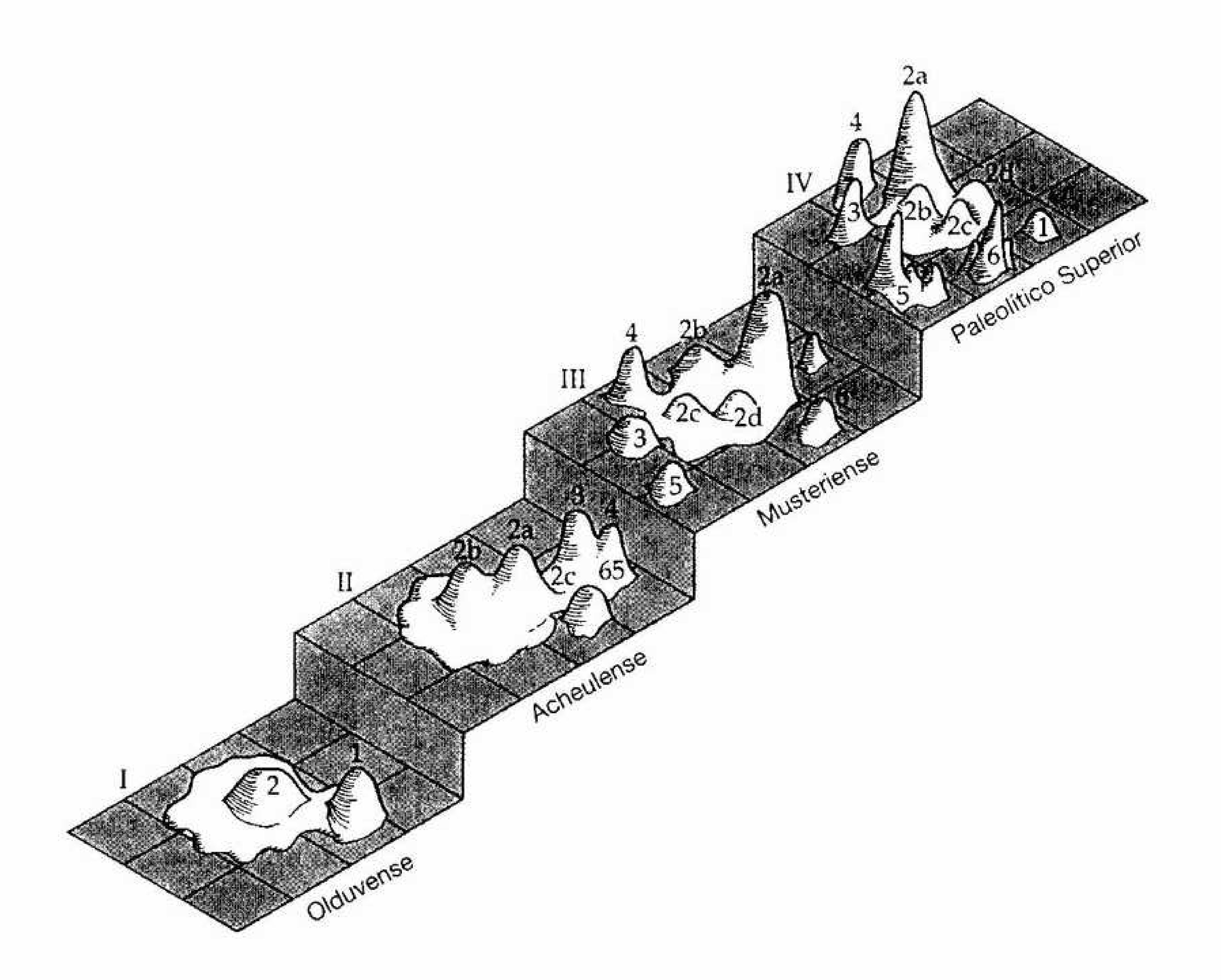


El tracto vocal. Diagrama del tracto vocal del chimpancé (arriba, a la izquierda) y del hombre (derecha). N = cavidad nasal; S = paladar blando; L = lengua; F = faringe; L = laringe; E = epiglotis, y V = cuerda vocal. En el chimpancé, así como en todos los mamíferos, la laringe ocupa una posición superior en el cuello, lo que permite respirar y tragar simultáneamente. En los humanos maduros la laringe está situada más abajo en el cuello, lo que hace imposible respirar y tragar a la vez, pero aumenta el tamaño de la faringe y el alcance de la producción vocal. Abajo se representa el tracto vocal de un australopitecino, que es como el del chimpancé. (Por cortesía de J. Laitman, Patrick Gannon, Hugh Thomas.)

Laitman y sus colegas descubrieron que la posición de la laringe se refleja en la forma de la base del cráneo: el basicráneo, que en los humanos es arqueado mientras que en los demás mamíferos y en los humanos niños es mucho más plano. Comprobando este rasgo en el registro fósil debería ser posible pues obtener alguna información acerca de las capacidades verbales de las especies extinguidas de homínidos.

¿Qué nos dice al respecto el registro fósil? «Encontramos, en suma —dice Laitman— que los australopitecinos tenían probablemente tractos vocales muy parecidos a los de los monos y simios actuales... La elevada posición de sus laringes les habría imposibilitado la emisión de algunos de los sonidos vocálicos universales en el habla humana». Desafortunadamente el registro fósil de *Homo habilis* es de momento pobre por lo que respecta a aquellos rasgos del basicráneo. Aunque Laitman y sus colegas sostienen que en su putativo sucesor evolutivo, *Homo erectus*, «la laringe pudo haber empezado a descender por el cuello aumentando el área disponible para la modificación de los sonidos laríngeos». Su posición laríngea parece equivaler a la de un humano de 8 años de edad. Solamente con el origen de los *Homo sapiens* arcaicos, hace unos 300.000 años, aparece plenamente el modelo moderno, que indicaría, cuando menos, que se había alcanzado ya el potencial mecánico necesario para toda la gama de sonidos producidos por las gentes de hoy en día.

En relación con el asunto de la progresiva evolución de las capacidades para el lenguaje está la larga controversia relativa a los neandertales. Debido a que aparecieron 150.000 años después de la aparición del basicráneo plenamente arqueado (que implica un potencial de habla plenamente desarrollado) sería de esperar que los neandertales estuvieran igualmente desarrollados. Sin embargo, la flexión del basicráneo es menor que en los primeros *sapiens* arcaicos, como si en ellos la dirección de la evolución se hubiera invertido, privándoles de un habla plenamente articulada. Laitman señala que el grado de flexión del basicráneo difiere entre los distintos especímenes geográficos de neandertales, pero sugiere que la reducción, en términos globales, de la flexión que se observa en ellos podría estar relacionada con su inusual anatomía del tracto respiratorio superior, una posible adaptación a climas fríos.



Agudización del intelecto, agudización del lenguaje. Con el paso del tiempo y la aparición de especies nuevas a lo largo del linaje *Homo* la fabricación de útiles de piedra se hizo cada vez más sistemática y ordenada. Los picos en el diagrama representan tipos de artefactos identificables: los picos más altos y estrechos, indican objetos muy estandarizados. La creciente sistematización en la manufactura de útiles de piedra debió reflejar, arguye el arqueólogo Glynn Isaac, una serie de procesos cognitivos cada vez más ordenados que, con el tiempo, dieron lugar al lenguaje hablado. I, v.g. olduvense; 1 = cantos tallados núcleo; 2 = raederas casuales; II v.g. Acheulense (Olorgesailie); 2a = raedera, 2b = raspadores ennarigados; 2c = raspadores grandes; 3 = hachas de mano; 4 = cuchillas; 5 = piquetas, 6 = discoides, III v.g. Musteriense; 2a = *racloir*, 2b = *grattoir*, 2c = *racloir* convergente, 3 = *perçoir*, 4 = punta, 5 = buril, 6 = bifaz; IV Paleolítico Superior; 2a = *grattoir*, 2b = raspador ennarigado, 2c = *raclette*, etc.; 3 = *perçoir*, 4 = punta, 5 = buriles, 6 = hoja de doble filo, etc. (Por cortesía de Glynn Isaac.)

La noción de que los neandertales tenían una capacidad de lenguaje poco desarrollada ha alcanzado una posición mayoritaria entre los antropólogos, algo que es considerado como un factor que pudiera haber contribuido posiblemente a la extinción de la especie, aunque esta conclusión ha sido recientemente puesta en duda. En primer lugar cuando en 1989 un equipo de investigadores liderado por Baruch Arensburg, de la Universidad de Tel Aviv, dio cuenta del descubrimiento, en Kebara, del hueso hioides de un esqueleto parcial de neandertal. Este pequeño hueso en forma de U se encuentra situado entre la base de la lengua y la laringe, y se halla conectado con los músculos de la mandíbula, la laringe y la lengua. Tanto por su tamaño como por su forma el hioides de Kebara es prácticamente idéntico a uno moderno, lo que Arensburg y sus colegas toman como una indicación de que la capacidad de lenguaje de los neandertales era similar a la de los humanos modernos. Una conclusión que es rebatida por Laitman diciendo que la anatomía del hueso hioides es una evidencia insuficiente para inferir a partir de la misma la forma global de todo el tracto. Ningún otro hueso hioides humano fósil ha sido encontrado con el que poder establecer comparaciones.

Un segundo desafío de las ideas comúnmente aceptadas procede de David Frayer, de la Universidad de Kansas. Dicho autor apunta una nueva reconstrucción del famoso cráneo de Neanderthal de La Chapelle-aux-Saints que, según dice, indica una flexión del basicráneo mucho mayor de la que se había supuesto y sostiene también que la flexión del basicráneo de otros neandertales cae dentro de la gama existente entre las poblaciones europeas del Paleolítico Superior y del Mesolítico. Laitman cuestiona que la nueva reconstrucción sea necesariamente mejor que la primera y, en todo caso afirma que las medidas de la nueva reconstrucción siguen implicando un tracto vocal relativamente subdesarrollado para los neandertales, un asunto que sigue sin estar resuelto.

Globalmente, sin embargo, las indicaciones procedentes de los moldes internos fósiles y de la estructura de la laringe indican una adquisición más bien gradual de las capacidades de lenguaje a lo largo de la historia de los homínidos, que se habría iniciado posiblemente con el origen del género *Homo*, aunque Holloway situaría el origen del lenguaje más atrás en el tiempo.

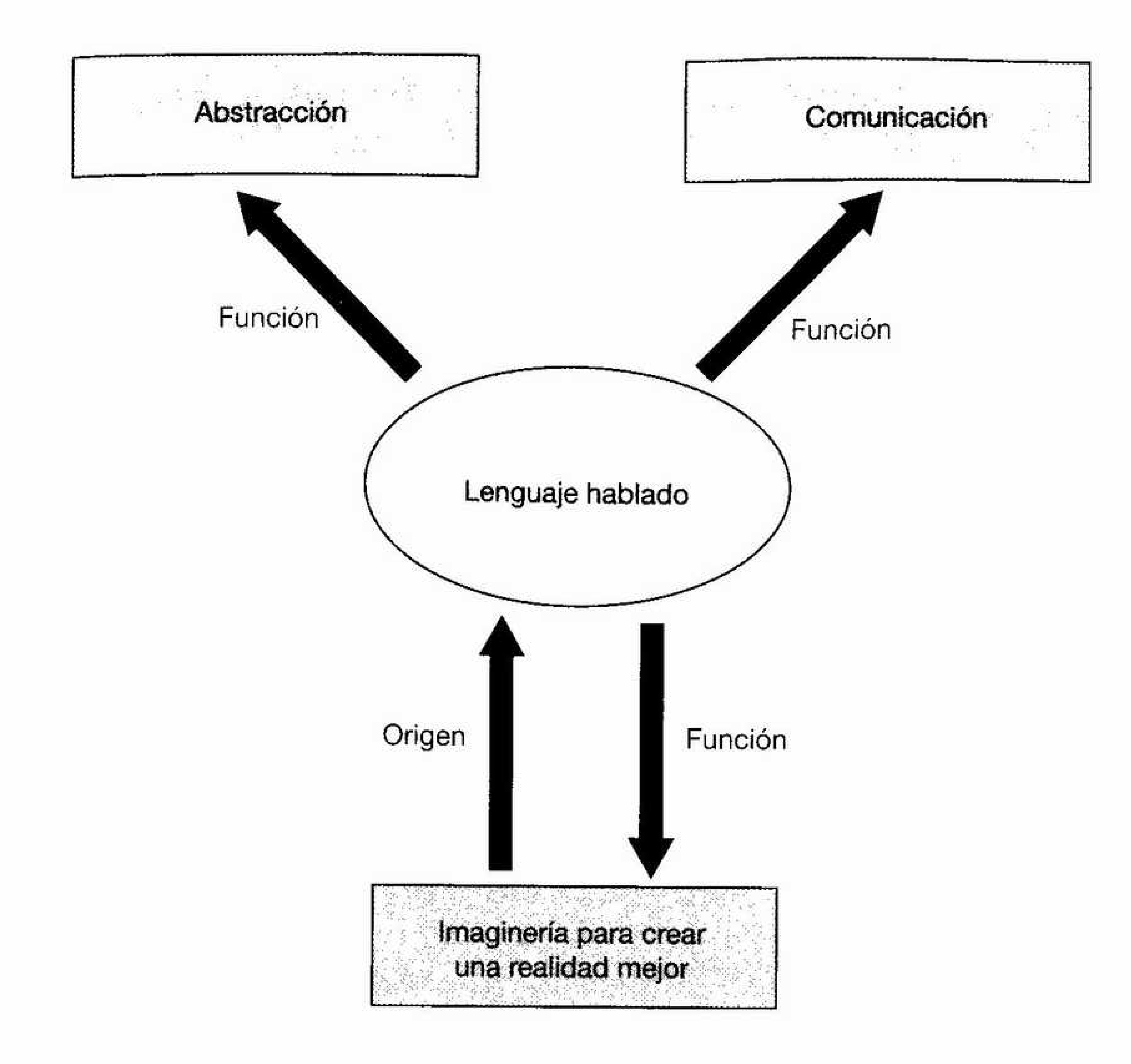
Debe recordarse que los primates superiores son capaces de producir una gama bastante amplia de sonidos que utilizan de forma hábil: Por ejemplo cuando los monos juveniles son amenazados por un oponente mayor chillan, con lo que suelen conseguir ayuda. Pero los chillidos son sútilmente distintos en función de la intensidad de la amenaza y del rango de dominancia y de paren-

tesco del agresor. Y experimentos llevados a cabo con chillidos grabados muestran que las madres responden al chillido de acuerdo con el peligro indicado. Además algunos primates superiores disponen de distintas llamadas de alarma para depredadores distintos: leopardos, serpientes, etc. No puede decirse que las distintas llamadas sean «palabras» sino algo así como etiquetas.

Meditando acerca de la adquisición del lenguaje hablado por los homínidos uno puede pensar en la acumulación de una gama más y más grande de sonidos propios de primates y en su eventual conjunción en forma de palabras. Terrence Deacon, de la Universidad de Harvard, sugiere que las evidencias neurológicas apoyan este tipo de guión y que los orígenes del lenguaje se inician con el género *Homo* y se desarrollan gradualmente. Para algunos investigadores, sin embargo, el uso estructurado de las palabras —la sintaxis— que caracteriza el habla humana es tan diferente de la vocalización de los primates que deben ser consideradas como cosas diferentes. En otras palabras, estos investigadores sostienen que el lenguaje humano no forma un continuum con la vocalización de los primates. Por ejemplo, los estudiosos australianos Iain Davidson y William Noble, sostienen que el lenguaje hablado es un desarrollo evolutivo muy reciente, estrechamente ligado al desarrollo de la imaginería y del arte. El lenguaje humano, sugieren, no tiene más de 50.000 años. Citando un brusco incremento del registro arqueológico a comienzos del Paleolítico Superior (hace 40.000 años) Randall White, de la Universidad de Nueva York, también sostiene un origen reciente del lenguaje hablado complejo.

Desplacémonos ahora desde los restos de los homínidos a los restos de las cosas que ellos hicieron que, tal como dice Hollowan, «suponen la única 'evidencia' cierta del comportamiento cognitivo de los humanos primitivos». En primer lugar consideraremos los artefactos de piedra, objetos confeccionados en el ámbito de la actividad económica y en segundo lugar veremos que podemos aprender del ámbito más abstracto del, a falta de una palabra mejor, «arte».

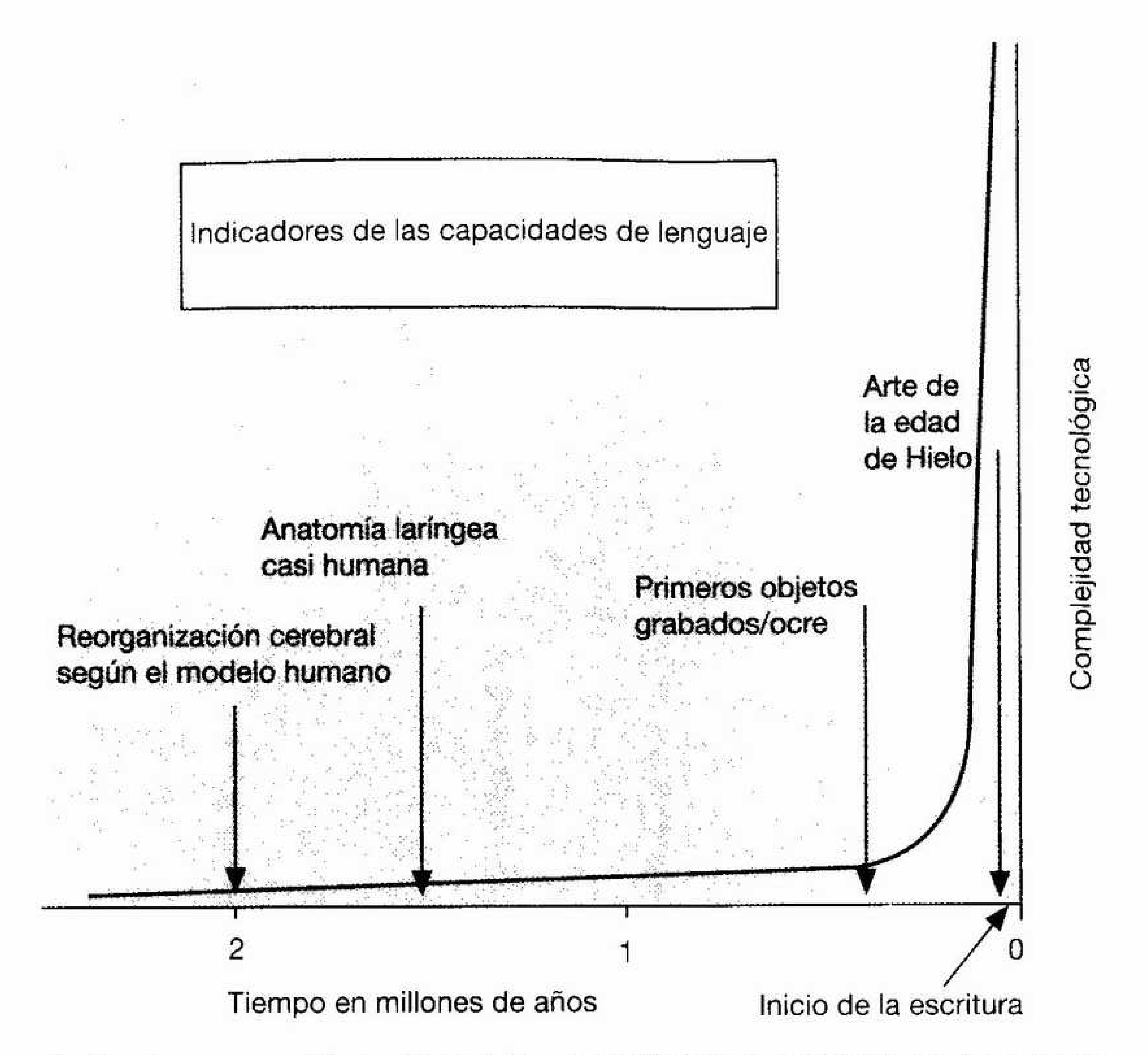
Algunos antropólogos han argumentado que los modelos de la manufactura de herramientas y de producción del lenguaje —esencialmente, una serie de pasos individuales— implican una



Orígenes y función del lenguaje. Aunque la comunicación es evidentemente una importante función del lenguaje hablado, sus orígenes (y funciones subsiguientes) tuvieron que ver probablemente con la formación de una mejor imagen de los mundos social y material de nuestros antepasados.

base cognitiva común. En este caso el estudio de la trayectoria de la complejidad de la tecnología de fabricación de herramientas a lo largo del tiempo nos indicaría también alguna cosa acerca de los cambios en las capacidades del lenguaje.

Thomas Wynn, de la Universidad de Colorado, ha utilizado la teoría psicológica para examinar la validez de este argumento. «Es cierto —señala— que el lenguaje y la construcción de herramientas son conductas secuenciales, pero su relación se parece más a una analogía que a una homología». En otras palabras, se trata únicamente de una semejanza superficial y sus fundamentos cog-



Indicadores cognitivos. El registro arqueológico es restrictivo por lo que respecta a las indicaciones materiales de las capacidades de lenguaje, las cuales, a parte de la escritura, son necesariamente indirectas. Las inferencias procedentes de la complejidad de las tecnologías líticas pueden añadirse a las evidencias fósiles que posibilitan una reconstrucción del cerebro y del tracto vocal para proporcionarnos una indicación de las capacidades cognitivas subyacentes al lenguaje. Pocos observadores parecen dudar de que el lenguaje hablado estaba ya bien desarrollado cuando aparece el arte portátil y rupestre.

nitivos son bastante diferentes. No es posible estudiar, por un lado, la complejidad de conjuntos de herramientas y aprender *directamente* algo sobre las capacidades relacionadas con el lenguaje, por otro.

Glynn Isaac ha buscado indicaciones de la función del lenguaje en las tecnologías líticas antiguas, pero desde otra perspectiva. Sostiene que es posible leer en la complejidad de los conjuntos de herramientas alguna cosa acerca de la complejidad social, distinta

a la complejidad cognitiva relacionada con los procesos mecánicos o verbales. Más allá de un cierto grado de complejidad social existe una imposición arbitraria de estándares y modelos. Se trata hasta cierto punto de un ejercicio abstracto, que resultaría imposible con una completa ausencia del lenguaje.

Como hemos visto en los capítulos XXIV y XXVII, la trayectoria de la historia tecnológica a lo largo de la historia de los homínidos presenta dos fases: una fase increíblemente lenta que nos lleva desde los primeros artefactos de piedra de unos 2,5 millones de años atrás hasta hace unos 200.000 años, tras lo cual se inicia una fase de aceleración constante.

¿Qué lecciones podemos derivar de esta evidencia arqueológica básica con respecto a los orígenes del lenguaje? A gran escala parece razonable inferir que un lenguaje complejo para conjurar suficientemente los elementos abstractos de las reglas, mitos y rituales sociales es un desarrollo más bien tardío en la historia de los homínidos, que se iniciaría únicamente con los *Homo sapiens* arcaicos y no se expresaría plenamente hasta los humanos anatómicamente modernos. Si a ello añadimos la organización social y económica necesaria para las actividades de caza y recolección que en último extremo habrían desarrollado la necesidad de una comunicación verbal eficiente entonces el registro arqueológico muestra que ello sigue el mismo modelo. Sólo en las últimas etapas de la historia de los homínidos se alcanza un grado tal de sofisticación que parezca demandar la capacidad del lenguaje.

Desplacémonos ahora desde los productos de la mente homínida relacionados con la actividad económica hacia aquellos de carácter más abstracto. Pintar o gravar una imagen de, digamos, un bisonte, no implica necesariamente ningún elemento místico entre los motivos presentes en la mente del artista. Se trata, sin embargo, de una abstracción del mundo real en una forma distinta, un proceso que demanda capacidades cognitivas muy refinadas. Pero, tal como veremos en el capítulo XXX, el arte de la Edad de Hielo no contiene únicamente una serie de abstracciones simples de imágenes vistas en el mundo real. Supuso una abstracción selectivamente superior y, tanto si representaba una cacería mágica como si se trata de una encapsulación de la estructura social, nos habla de un mundo creado por una consciencia introspectiva y

un lenguaje complejo. Fue de hecho un mundo parecido al nuestro, sólo que tecnológicamente más primitivo.

Si la expresión artística puede instruirnos acerca de la posesión del lenguaje complejo, entonces la pregunta es: ¿cuán lejos se remonta en la prehistoria? Y la respuesta es, no demasiado lejos. El artefacto abstracto más antiguo conocido es una costilla de buey de 300.000 años de antigüedad procedente del yacimiento de Pech de l'Axe, en Francia que tiene esculpida una serie de arcos festoneados dobles. Este tipo de modelo es común en el Paleolítico Superior, con una antigüedad de 40.000 años, pero entre ambas fechas no hay virtualmente nada comparable. De la misma época de la costilla gravada es la presencia de ocre en el interior de un abrigo costero de primavera excavado en el sur de Francia, en Terra Amata. ¿Fue utilizado dicho pigmento para la decoración corporal, una actividad de las más vividas o cuando menos de una de las más visibles expresiones arqueológicas del espíritu humano transcendental? Nunca lo sabremos.

Durante los tiempos musterienses, hace entre 150.000 y 40.000 años, hay un número creciente de ejemplos de hueso y marfil gravados indicativos de un conocimiento y una habilidad relacionados con lo abstracto, de la misma manera que la existencia de evidentes enterramientos rituales. Pero no es hasta hace poco más de 30.000 años que la expresión artística florece realmente, de forma lenta al principio. Uno de los yacimientos más antiguos es el de Vogelherd en Alemania, de donde proceden varias pequeñas figuras animales, exquisitamente gravadas, hechas de marfil de mamut. El más famoso de estos objetos es el caballo de Vogelherd, datado en unos 32.000 años.

Más allá de Vogelherd, sin embargo, hay muy poca cosa. Dos pendientes, uno de hueso de reno y el otro de un diente de zorro procedentes del yacimiento neandertalense de 35.000 años de antigüedad de La Quina, en Francia así como un omoplato de antílope con dibujos geométricos grabados procedente de otro yacimiento francés, La Ferrassie. Procedentes de otros lugares de Europa, se conocen huesos y dientes de elefante con distintas marcas en zigzag gravadas por neandertales hace por lo menos 50.000 años.

Teniendo presente la probable imperfección del registro arqueológico —en Europa, pero especialmente en África— del cuadro ofrecido por la expresión artística, abstracta, se puede inferir que algo importante sucedió en el medio cultural durante la historia reciente de los homínidos. El antropólogo británico Kenneth Oakley fue el primero en sugerir, ya en 1951, que la mejor explicación para este «algo importante» podría ser un salto en la evolución del lenguaje.

Sabemos que el lenguaje evoluciona, quizá con una trayectoria que refleja la complejidad de la cultura material: La pregunta ahora es: ¿Cuál fue la causa evolutiva de su emergencia?

La respuesta más obvia es que el lenguaje apareció en el contexto en el que es obviamente útil: en el de la comunicación. Durante mucho tiempo ésta ha sido la línea de argumentación seguida por los antropólogos. El paso desde las actividades de subsistencia esencialmente individualistas propias de los primates superiores hasta la compleja aventura cooperativa de la caza y la recolección exigió seguramente una comunicación eficiente. Una parte popular de la respuesta de cómo se desarrolló incluye la noción de que un primer paso habría sido el lenguaje gestual; gesticular, recuérdese, es algo que los humanos hacemos mucho, especialmente cuando nos quedamos sin palabras.

En los últimos años, sin embargo, se ha producido un cambio en el acento de la explicación, en paralelo con el cambio en la explicación de la evolución de la inteligencia. Procedente del mundo práctico de la comunicación, la explicación de los orígenes del lenguaje atiende ahora más al mundo interior del pensamiento y de la construcción de las imágenes.

«La función del lenguaje en la comunicación apareció por primera vez como un efecto lateral de su función básica en la construcción de la realidad», sostiene Harry Jerison. «Podemos considerar el lenguaje como una expresión de otra contribución neural a la construcción de la imaginería mental... Necesitamos el lenguaje más para contar historias que para conducir acciones». Tal como hemos dicho en el capítulo XXVIII, los antropólogos están empezando a considerar la importancia de la interacción social como motor de la evolución de la inteligencia. La consciencia y el lenguaje van de la mano con ello.

La mayor parte de la expansión del tamaño cerebral de los

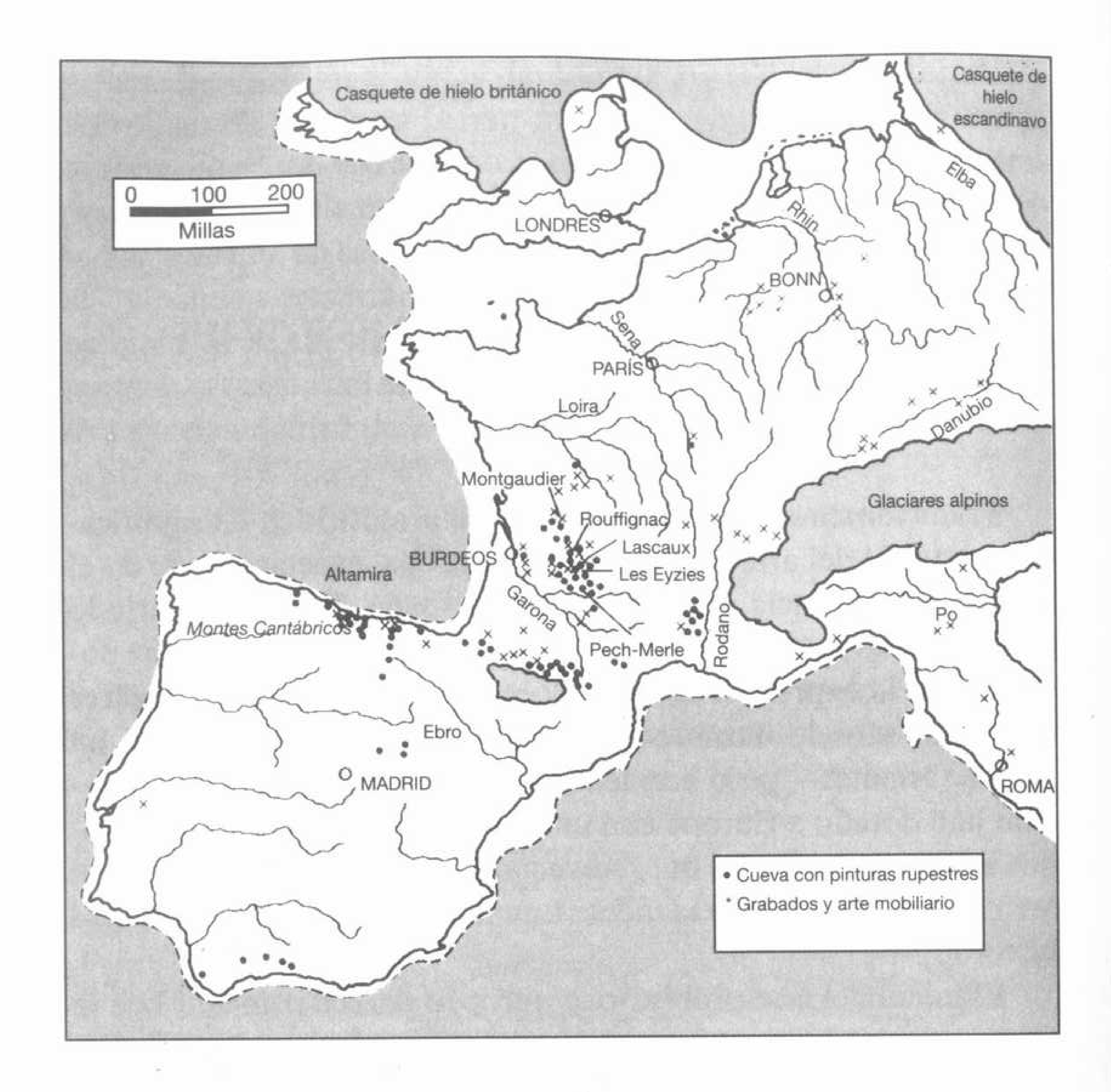
homínidos tuvo lugar antes de que las expresiones materiales y abstractas de la cultura fueran realmente vibrantes. Podría considerarse que este incremento sostenido pudiera implicar un gradual aumento de la consciencia y del lenguaje de nuestros antepasados, más que un salto brusco final tal como parece observarse en el Paleolítico Superior. Existen, sin embargo, muchos ejemplos en biología de tales cambios bruscos, una vez superado un cierto umbral: el origen del lenguaje complejo y la consciencia introspectiva caerían dentro de esta categoría.

XXX. ARTE EN LA PREHISTORIA

Tradicionalmente el estudio del arte prehistórico ha significado el estudio del arte prehistórico en Europa, especialmente en el sudoeste de Francia y en el norte de España durante el período comprendido entre hace 35.000 y 10.000 años. No hay ninguna duda de que la expresión artística floreció también en otros lugares del Viejo Mundo durante dicho período muy notablemente en África Oriental— pero accidentes de la historia y de la preservación han dotado a Europa con un rico registro de pinturas, gravados e imágenes talladas que, correctamente interpretadas, pueden arrojar alguna luz sobre la mente humana en este punto de nuestra historia.

El inicio del arte prehistórico europeo parece coincidir con la llegada de los humanos anatómicamente modernos. Por aquella época el continente estaba bajo la garra de la última gran glaciación del Pleistoceno, que se inicia hace 75.000 años y termina hace 10.000 años. Después de su llegada a Europa Occidental las poblaciones de humanos modernos debieron eventualmente resistir el máximo glacial —hace 18.000 años— que es considerado por muchos autores el punto culminante del arte prehistórico. Las pinturas de la cueva de Lascaux, por ejemplo, fueron realizadas hace unos 17.000 años.

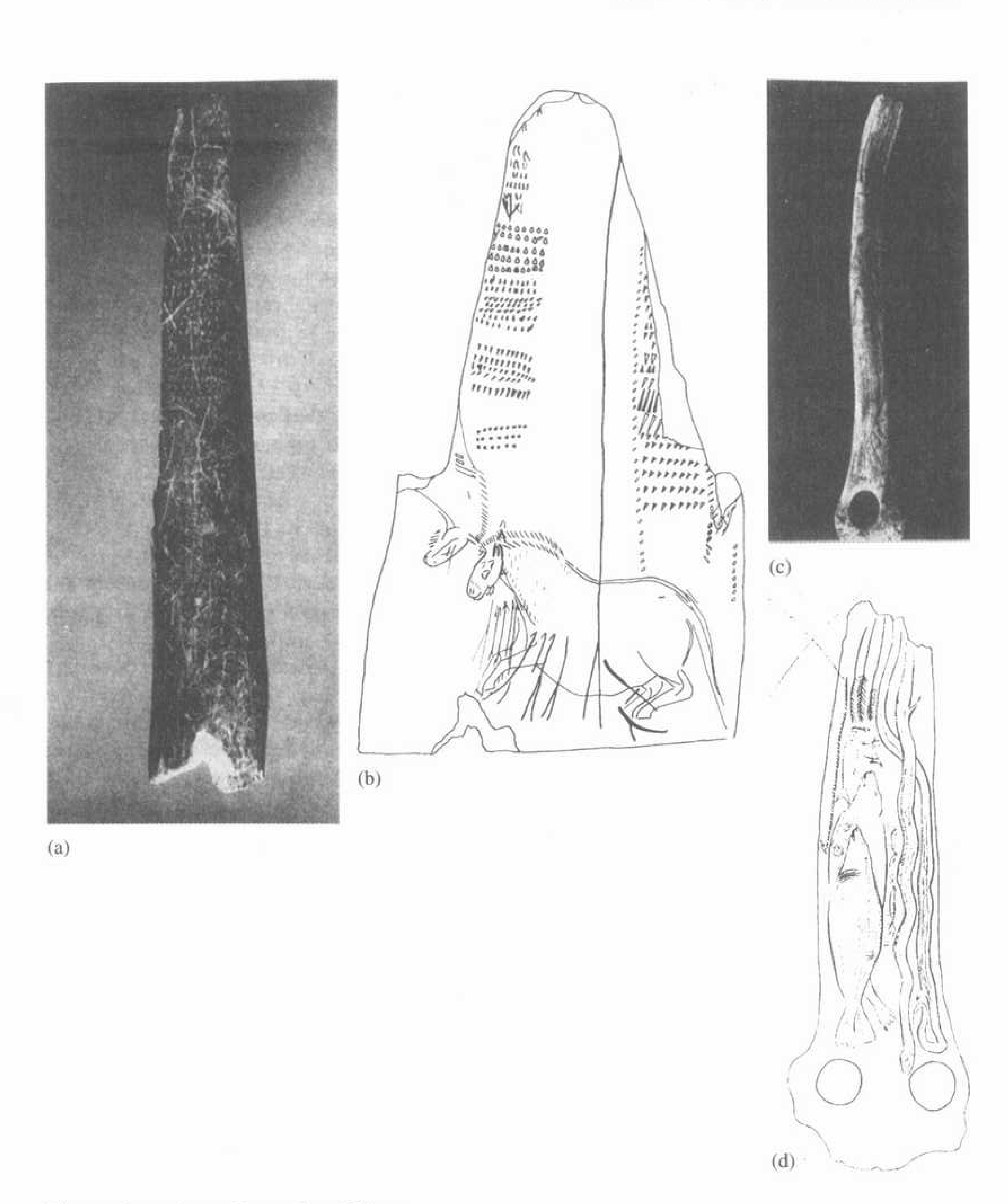
Durante buena parte de la última glaciación el norte de Europa permaneció enterrado bajo un casquete de hielo que en muchos lugares tenía más de un kilómetro de espesor. Al sur de los hielos el clima era más frío y más seco que en los períodos interglaciales con praderas abiertas sustituyendo las selvas y formaciones boscosas que en otro tiempo habían cubierto buena parte de Europa. Las regiones con un mayor relieve topográfico disfruta-



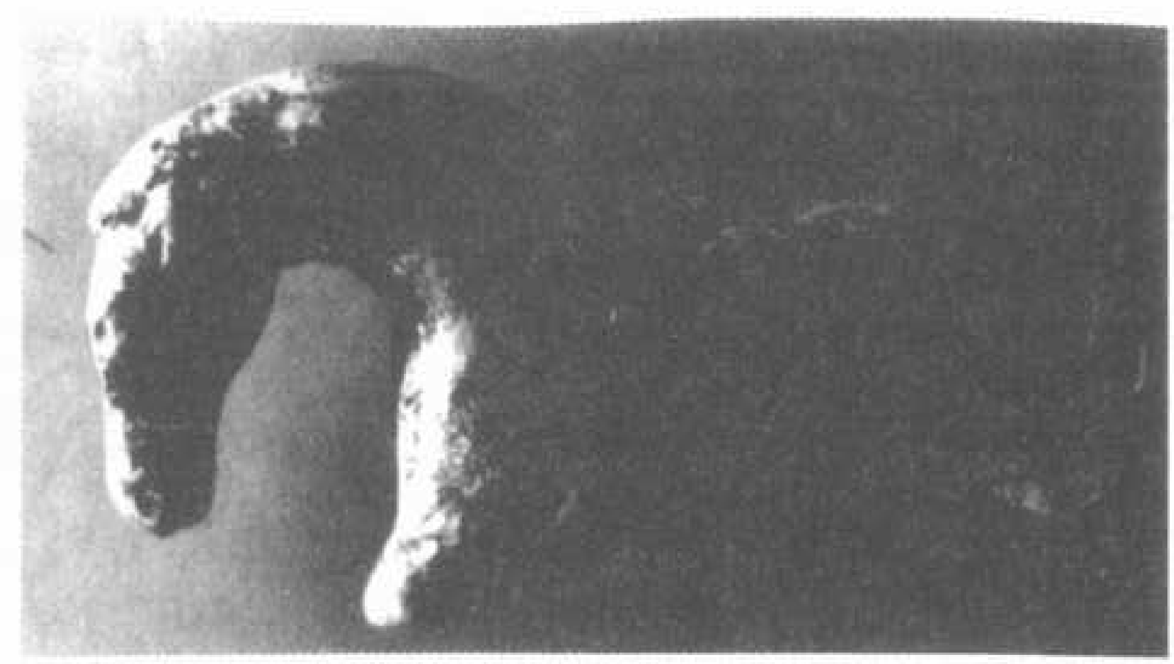
Distribución de los yacimientos artísticos en Europa. Las cuevas calizas de la Edad de Hielo europea han preservado un rico legado de arte Paleolítico. Aunque existe una cierta continuidad estilística en las pinturas de las cuevas, el arte mobiliario presenta una variabilidad mucho mayor

ban de una mayor variedad de vegetación, con manchas de formaciones boscosas sobreviviendo en los valles abrigados. Rebaños de caballos, bisontes y uros (los antepasados del actual ganado bovino) vagaban por las llanuras de Francia y España, igual que renos e íbices. También podían verse mamuts lanudos y rinocerontes, aunque eran más comunes más al norte y hacia el este.

Dentro del período glacial el clima fluctuaba en su severidad y las comunidades animales y vegetales con él. Los climas más cáli-



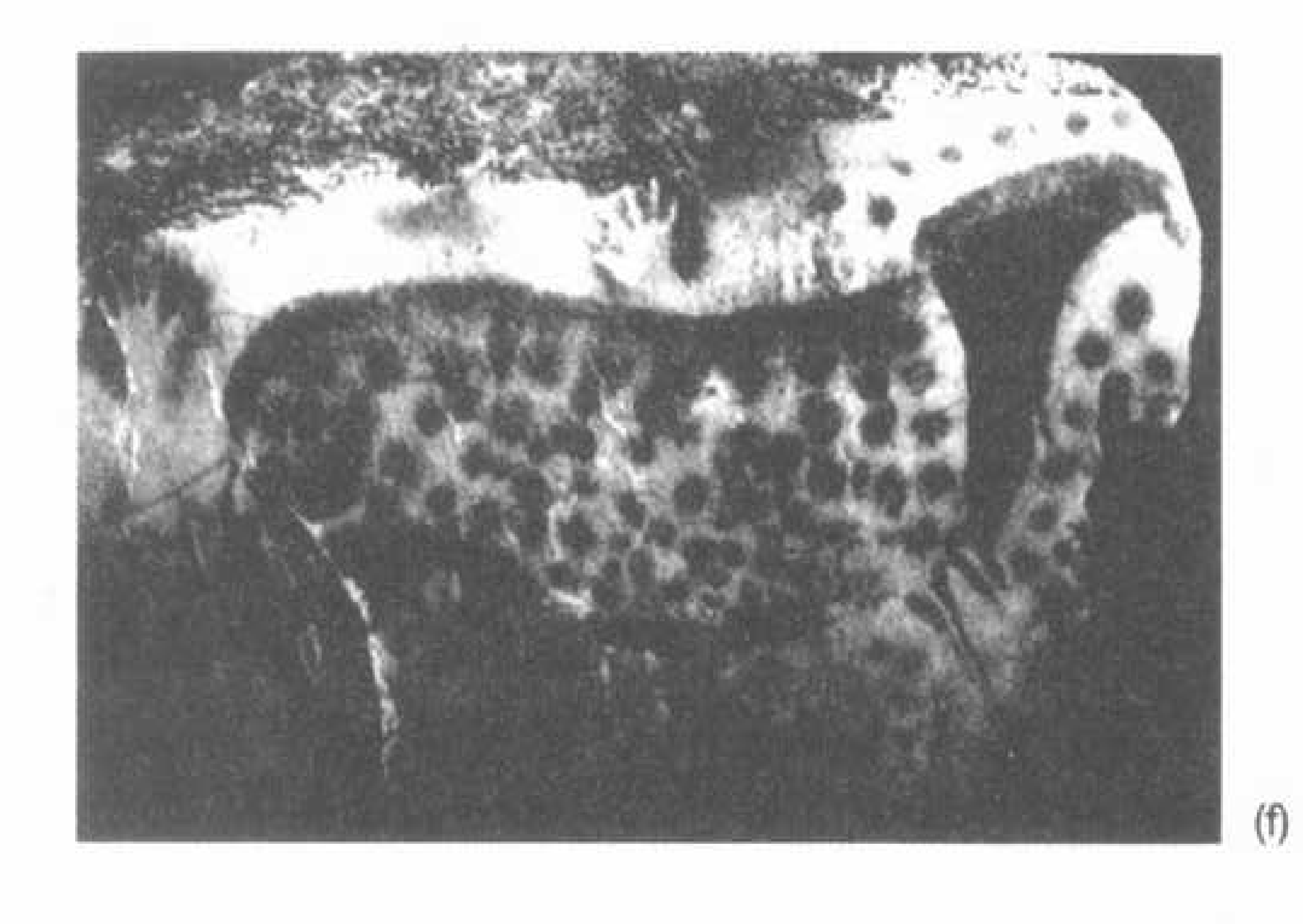
Ejemplos de arte paleolítico:
a) Fragmento de asta de reno procedente de La Marche, Francia, de unos 12.000 años de antigüedad. Usada al parecer como herramienta para tallar útiles de pedernal, este trozo de asta tiene gravada una yegua embarazada que parece haber sido abatida simbólicamente por una serie de flechas también asimismo gravadas. Encima del caballo hay un conjunto de muescas hechas en momentos diferentes por herramientas distintas. Marshack interpreta las señales como una serie de anotaciones, documentación quizá del paso de los ciclos lunares;
b) Dibujo del grabado «desenrollado»
c) Bastón de asta grabado procedente de Montgaudier, Francia, y datado en unos 10.000 años de antigüedad. Empleado quizá para enderezar astiles de flechas o incluso lanzas, la colección de objetos grabada en el bastón hace pensar en una representación de la primavera;
d) Dibujo del bastón «desenrollado»;





(e)

e) Caballo de Vogelherd, esculpido en marfil de mamut hace unos 30.000 años y pulido por el manoseo frecuente durante un largo período de tiempo. El caballo, que es la escultura animal más antigua, mide 5 cm.



(f)

f) El perfil negro de este caballo fue pintado en la pared de una caverna en Peche-merle, Francia, hace 15.000 años. El análisis por infrarrojos indica que la mezcla de puntos negros y rojos fue añadida durante cierto período de tiempo. Las manos silueteadas en negro también son adiciones posteriores. ¿Denota el caballo de Peche-merle uno de los dos que hay en la caverna, un «uso» del arte? (Por cortesía de Alexander Marshack.)

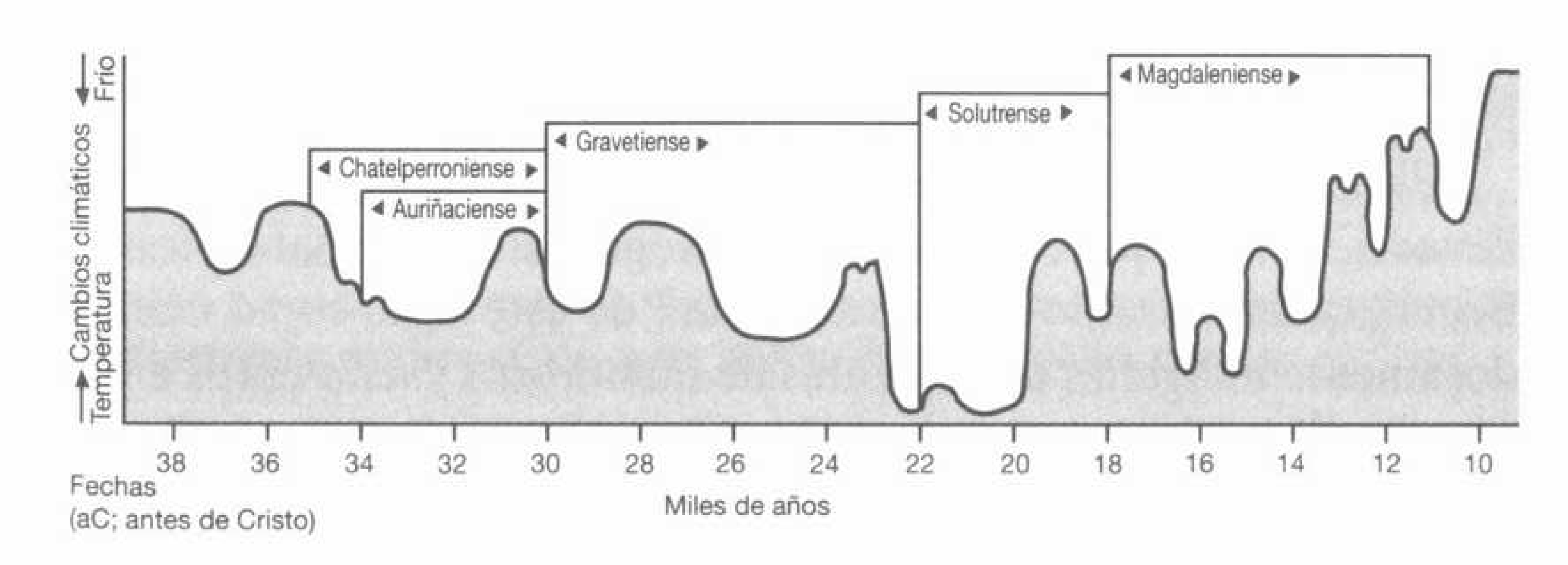
dos suponían un retorno a los paisajes boscosos, y con ellos volvían las criaturas del bosque como el jabalí, por lo menos temporalmente. Algunas de tales fluctuaciones se extendieron durante varios milenios, mientras que otras alcanzaban a durar lapsos extraordinariamente cortos de tiempo. Por ejemplo una región del sur de Francia pasó de una pradera abierta a un encinar y otra vez a una pradera, y todo ello en un espacio de unos pocos centenares de años. Los artistas de la Edad de Hielo vivieron en tiempos cambiantes.

Un breve repaso del arte paleolítico permite hacer unas pocas generalizaciones.

Por ejemplo, el arte de las pinturas rupestres se refiere principalmente a animales grandes —bisontes, uros, ciervos, caballos, mamuts, íbices, etc.— pero los carnívoros son raros. Las aves, las plantas y los humanos aparecen representados sólo infrecuentemente y estos últimos, cuando aparecen, acostumbran a estar representados de forma únicamente esquemática. Las imágenes pintadas son a menudo muy buenas, representaciones naturalistas de animales individuales, o de pequeños grupos de individuos, pero hay poco sentido de escenas naturales.

Las imágenes gravadas o talladas, particularmente aquellas ejecutadas sobre objetos portátiles tales como lanzavenablos, bastones, pendientes y cuchillos tienen a menudo mayor detalle en su ejecución y, en conjunto, transmiten un sentido de una mayor representación de la naturaleza, incluyendo los grandes mamíferos que aparecen en las pinturas rupestres (aunque en distintas proporciones). Por ejemplo, aves, peces y plantas aparecen representados a menudo, a veces en ricas combinaciones pero también en este caso parece tratarse no de la representación de una escena sino más bien de una idea, una estación por ejemplo. Resulta interesante que en los objetos de ornamentación corporal como collares y pendientes, los dientes de carnívoro están representados en una proporción muy elevada lo que contrasta mucho con lo que sucede en el arte rupestre.

La imagen humana aparece más frecuentemente en forma de imágenes gravadas y talladas que en la pintura, pero también en dichos casos son más bien esquemáticas, como sucede con las famosas «Venus». En un yacimiento, sin embargo, se encontró un escondrijo con más de 200 pequeñas caras humanas gravadas, completamente naturales e individualizadas —una galería de retratos de hace 20.000 años.



Fluctuaciones climáticas. Aunque el arte prehistórico europeo es producto de la Edad de Hielo, las temperaturas experimentaron algunas fluctuaciones durante dicho período, originando acusados cambios ecológicos. El período más frío, entre 22.000 y 18.000 años atrás, precedió al culmen del arte prehistórico, el magdaleniense. (Por cortesía de Randall White/American Museum of Natural History.)

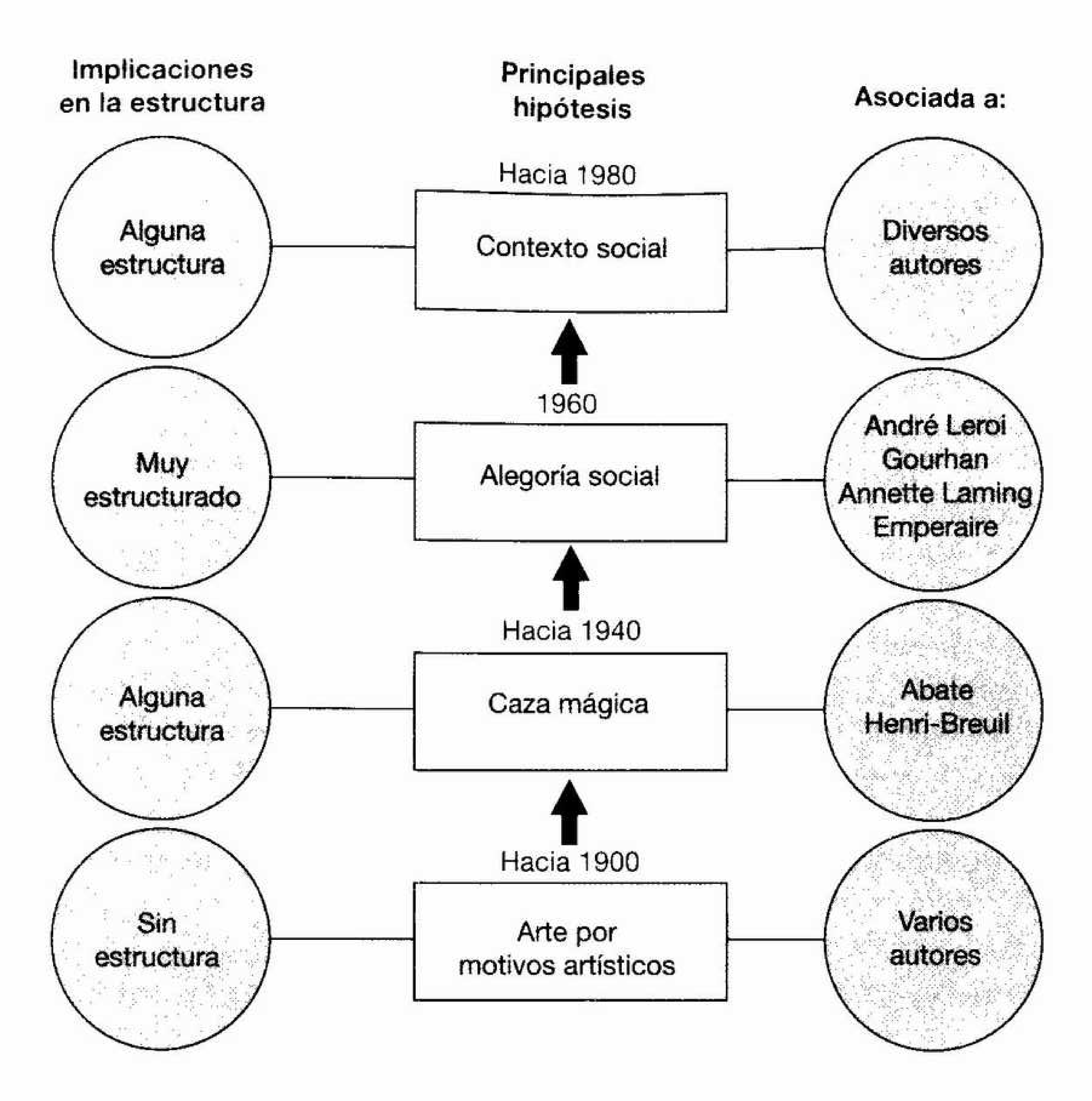
Cuando la Edad de Hielo llegó finalmente a su fin, lo mismo sucedió con el arte, al menos en su estilo general de representación naturalística que había persistido durante 25.000 años. Las pautas geométricas se hacen predominantes y la gente ya no parece seguir buscando cuevas profundas en las que pintar.

Tanto las imágenes rupestres como las de los objetos portátiles dejan traslucir un sentido de un arte que es *usado*, siendo quizá los objetos portátiles más personales que las imágenes pintadas o gravadas en las paredes. La tarea del estudioso, dice Margaret Conkey, de la Universidad de California, en Berkeley, no es la de maravillarse ante todos sus significados sino la de preguntarse: «¿Cuál era el contexto social de este arte que le confería significado a los ojos de las gentes que hicieron y utilizaron dichas imágenes?»

Cuando, con el cambio de siglo, el arte del Paleolítico Superior fue aceptado como algo de una genuina gran antigüedad fue interpretado simplemente como «un arte por motivos artísticos», una idea que ha sido revivida recientemente. Por ejemplo, John Halverson, de la Universidad de California, en Santa Cruz, interpreta el carácter directo y sencillo de las imágenes paleolíticas como una expresión artística básica «no mediatizada por una reflexión cognitiva». Lo que vemos en el arte, sugiere, es el producto «no de una 'mente primitiva' sino de la 'mente originaria', la consciencia humana en proceso de desarrollo». La mayoría de los estudiosos, sin embargo, creen que había más madurez y más complejidad en la consciencia humana, y en sus productos, del Paleolítico Superior.

El primer estudio sistemático del arte de la Edad de Hielo fue llevado a cabo por el gran arqueólogo francés, abate Henry Breuil, quien durante la primera mitad de este siglo copió cuidadosamente imágenes procedentes de numerosos yacimientos e intentó establecer una cronología basada en estilos artísticos. Finalmente llegó a la conclusión de que el arte servía a un propósito de «caza mágica», una manera de asegurarse una cacería fructífera y propiciar las víctimas. Existe un buen paralelismo etnográfico para una interpretación de este tipo.

La explicación de Breuil relativa a una caza mágica fue sustituida en los años sesenta por la idea de que el arte reflejaba de



Teorías cambiantes. Después de que el arte de las cuevas y objetos fuera finalmente aceptado (a finales de la década de 1890) como producto genuino de pueblos antiguos, las interpretaciones que los estudiosos han elaborado para explicar su significado han evolucionado a través de diversas fases. Aquí se presentan cuatro hipótesis principales, con las fechas y los principales proponentes (cuando procede). Las distintas hipótesis tienen distintas implicaciones acerca de la distribución estructuración— del arte en el interior de las cuevas.

algún modo la sociedad que lo producía, una tesis desarrollada de forma independiente por los arqueólogos franceses André Leroi-Gourhan y Annette Laming-Emperaire. Estos autores observaron que el inventario de animales representados era comparable en toda Europa y consideraron que su presentación era señaladamente estable a lo largo del tiempo, una observación que contras-

ta con la naturaleza mucho más localmente idiosincrásica del arte portátil.

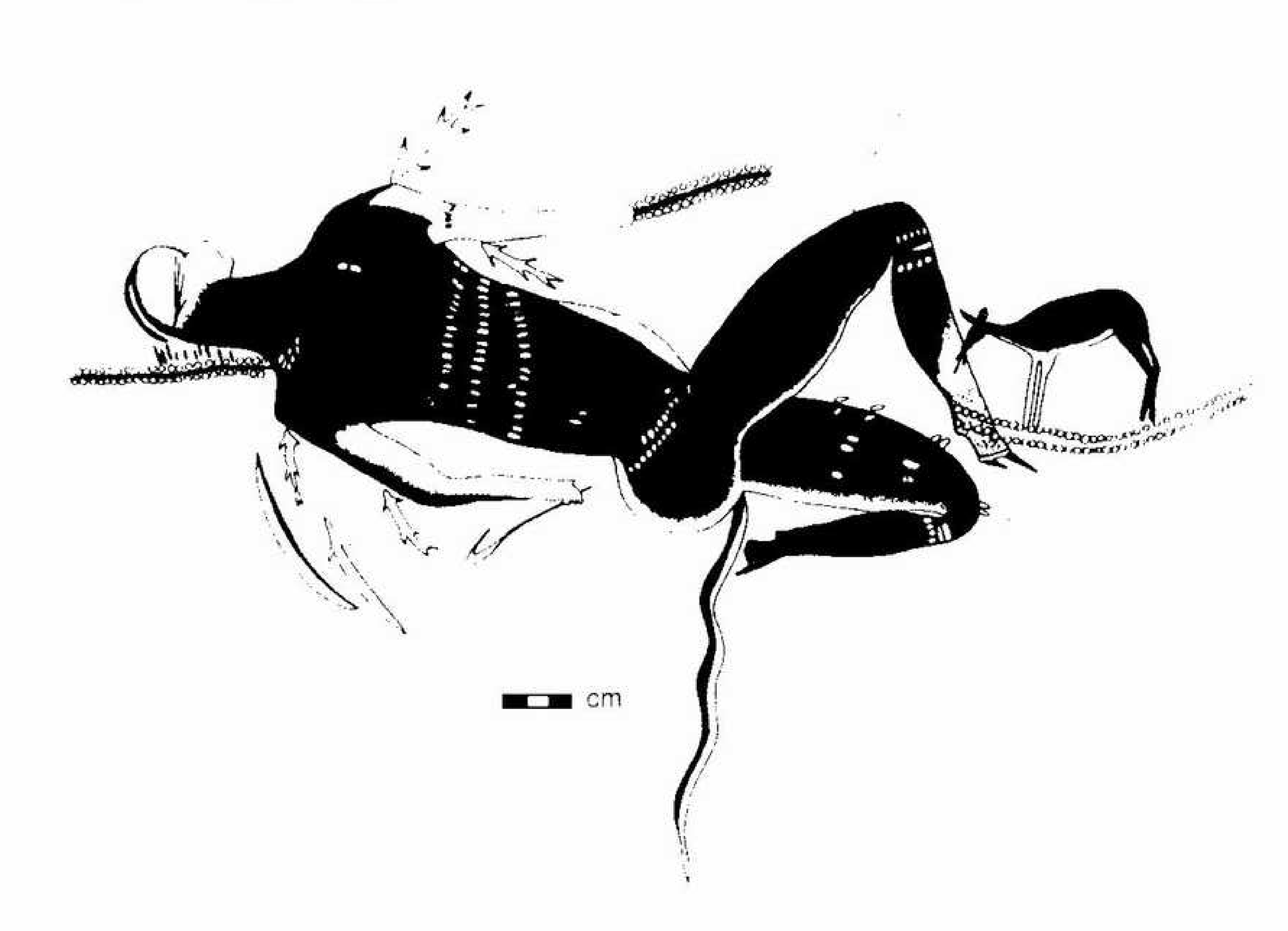
El arte rupestre, según Leroi-Gourhan y Laming-Emperaire reflejaba la dualidad masculinidad/feminidad presente en la sociedad. Se dijo que ciertas imágenes representaban la masculinidad mientras que otras eran femeninas. La distribución de las imágenes en el interior de las cuevas era tal que las representaciones femeninas se encuentran en el centro mientras que las representaciones masculinas ocupan la periferia, reflejando quizá un cierto tipo de estructura social. Aunque los dos investigadores no coincidían plenamente en qué imágenes eran representaciones de la masculinidad y qué imágenes debían considerarse femeninas, su trabajo tuvo el importante efecto de hacer hincapié en el contexto social a la hora de interpretar el arte del Paleolítico.

Es decir, mientras que la explicación de Breuil no requiere ninguna estructuración general de las imágenes en el interior de las cuevas, la de Leroi-Gourhan y Laming-Emperaire la demandan claramente. Ambas explicaciones, sin embargo, eran esencialmente monolíticas. En los últimos años también esto está cambiando. «Estamos empezando a ver mucha más diversidad y complejidad en el arte del Paleolítico Superior», explica Randall White, de la Universidad de Nueva York, «y esto afecta la manera en qué miramos lo que se hizo durante esta importante etapa de la evolución humana».

El Paleolítico Superior se divide en diferentes períodos culturales, en base a las tecnologías de construcción de herramientas de cada época (véase el capítulo XXVII). Y a lo largo de estas distintas culturas, distintos aspectos del arte cambiaron en diversos sentidos: características que fueron escogidas por Breuil para basar su cronología. «Es importante no hacerse la idea de que estos tipos de cambio avanzaron como frente», advierte White. «Además de las diferencias a lo largo del tiempo, existen diferencias entre las distintas regiones, variaciones geográficas reales». Esta variación espacial y temporal por lo que respecta a las distintas culturas de herramientas va pareja a variaciones similares en el arte pero no existe una correlación precisa entre una determinada tecnología cultural y su arte, de manera que resulta claro que no puede darse una explicación monolítica del significado del arte.

Una caza mágica puede muy bien ser la explicación para algunas imágenes, pero con toda probabilidad otros tipos de rituales también pueden haber ejercido su influencia sobre el arte: algo que llevara en la práctica a las gentes del Paleolítico Superior a buscar y decorar cuevas profundas, que parecen no utilizadas de otro modo. Los arqueólogos surafricanos Davis Lewis-Williams y Thomas Dowson han sugerido que se trata de un arte chamanístico, es decir producido por chamanes en, o después de, un estado de trance. Basan su conclusión en el estudio del arte San (bosquimano) del África del Sur, del que se conoce su carácter chamanístico y en una revisión de los estudios psicológicos de las imágenes de alucinación producidas durante el trance.

Durante las alucionaciones inducidas por un trance el sujeto experimenta una pequeña colección de imágenes denominadas entópticas (que significa dentro del sistema nervioso) como redes,



Arte chamanístico. Teriántropo en posición supina. Un pequeño antílope, sangrando por el hocico, y por tanto agonizante, aparece sobre una doble línea de puntos blancos. Las quimeras hombre/animal son un rasgo característico del arte chamanístico. Esta imagen procede del yacimiento de Maclear, en África del Sur. (Por cortesía de David Lewis-Williams.)

zigzags, puntos, espirales y curvas. En los estados de trance más profundo dichas imágenes pueden llegar a convertirse en objetos reconocibles y el individuo en trance puede llegar a ver teriántropos o quimeras de formas animales y humanas. Las imágenes que reflejan estas experiencias de trance son frecuentes en el arte chamanístico, tanto en África de Sur como en otras partes y, según sugieren Lewis y Williams pueden haber formado parte también del arte del Paleolítico Superior.

Otra posible función del arte es la de reflejar la sociedad en su conjunto, tal como sugirieron Leroi-Gourhan y Laming Emperaire. Por ejemplo, la pieza central de la bóveda de la famosa cueva de Altamira en el norte de España presenta un círculo de bisontes pintados y rodeados por otros animales. De acuerdo con evidencias arqueológicas y de otro tipo, Altamira parece haber sido un foco de agregación estacional de gentes procedentes de distintas regiones geográficas, un fenómeno que se da entre los cazadores-recolectores modernos. Conkey, que ha estudiado las pinturas rupestres y el arte portátil de Altamira, especula con que el círculo de bisontes representa dicho proceso de agregación.

Muchos objetos de arte portátil están decorados con figuras geométricas; algunos presentan dibujos de animales, peces y plantas y otros presentan series de muescas aparentemente trazadas al azar. Alexander Marshack, un investigador independiente, ha realizado un detallado estudio de tales objetos y ha sugerido que, por ejemplo, algunas de las combinaciones de imágenes podrían representar las estaciones del año. Las imágenes de una foca macho y otra hembra, un salmón macho, dos serpientes enroscadas y una planta en flor gravadas todas ellas en un bastón de asta de reno son un ejemplo de ello.

Marshack también ha propuesto que algunas series de puntos y líneas presentes en diversos objetos podrían representar algún tipo de notación —el ciclo lunar, por ejemplo—. Asimismo, dicho autor encuentra pruebas de que algunas imágenes pintadas o gravadas fueron, en ocasiones, repetidamente trabajadas, habiéndoseles hecho repetidas adiciones o modificaciones. Algo que, según él, implica que dichas imágenes eran *usadas* y no simplemente hechas.

En recientes investigaciones independientes, Denis Vialou, del

Musée de l'Homme de París, y Henry Delport, del Musée des Antiquites Nationales cerca de París, concluyen que hay menos uniformidad de estructura global entre las cuevas pintadas de lo que en un principio habían considerado Leroi-Gourhan y Laming Emperaire. Si bien reconocen que hay alguna clase de estructura en el seno de la mayoría de las cuevas, advierten no obstante que cada cueva debe ser considerada como una expresión separada.

De modo que la diversidad empieza a emerger como una lente interpretativa más realista con la que mirar el Paleolítico Superior; una diversidad de gentes, diversidad de culturas, y diversidad artística. Se ha producido pues un cambio hacia un intento de tratar de comprender que una imagen individual o un conjunto de imágenes pueden significar el modo en que era percibido el contexto social en el que tales imágenes fueron producidas. Se trata, en última instancia, de un intento de tratar de desposeer las interpretaciones modernas del sesgo inherente a la visión y a la mente modernas, pues como Conkey señala: «quizá nos hemos cerrado algunas líneas de investigación simplemente por utilizar la etiqueta 'arte'».

NUEVOS MUNDOS
A LA VISTA

XXXI. NUEVOS MUNDOS

Después del origen de los humanos modernos y de su establecimiento en Asia y África tuvieron lugar dos eventos principales de dispersión poblacional, hacia las Américas y hacia Australia. Aunque disponemos de pruebas paleontológicas, arqueológicas y moleculares de ello, las fechas en que tuvieron lugar dichos acontecimientos siguen siendo inciertas.

Existe a menudo la tendencia a contemplar los aspectos de la historia humana con independencia de la de otros grupos de animales. Habrán existido por supuesto algunos aspectos de la trayectoria humana que habrán sido determinados únicamente por el muy específico repertorio conductual exhibido por el género *Homo*. De la misma manera, sin embargo, el linaje humano habrá respondido en otras ocasiones a los cambios ecológicos de forma paralela a como lo hicieran otros animales.

Por ejemplo, Alan Turner, de la Universidad de Liverpool, sostiene que la dispersión inicial a partir de África y la posterior migración hacia América del Norte puede ser interpretada como una expansión territorial paralela a la de otros grandes depredadores. Más que una respuesta a algún tipo de demanda espiritual interna de nuevos territorios nuestros antepasados habrían buscado potenciales elementos de subsistencia en nuevas poblaciones de presas, igual que otros depredadores. Aunque uno no puede dejar precisamente de especular acerca de los motivos que empujaron a los primeros colonizadores australianos a navegar en pequeñas embarcaciones hacia una tierra desconocida.

El origen de los primeros americanos ha sido objeto de debate científico durante siglos, con Thomas Jefferson, por ejemplo, deduciendo una relación asiática en base a evidencias lingüísticas y

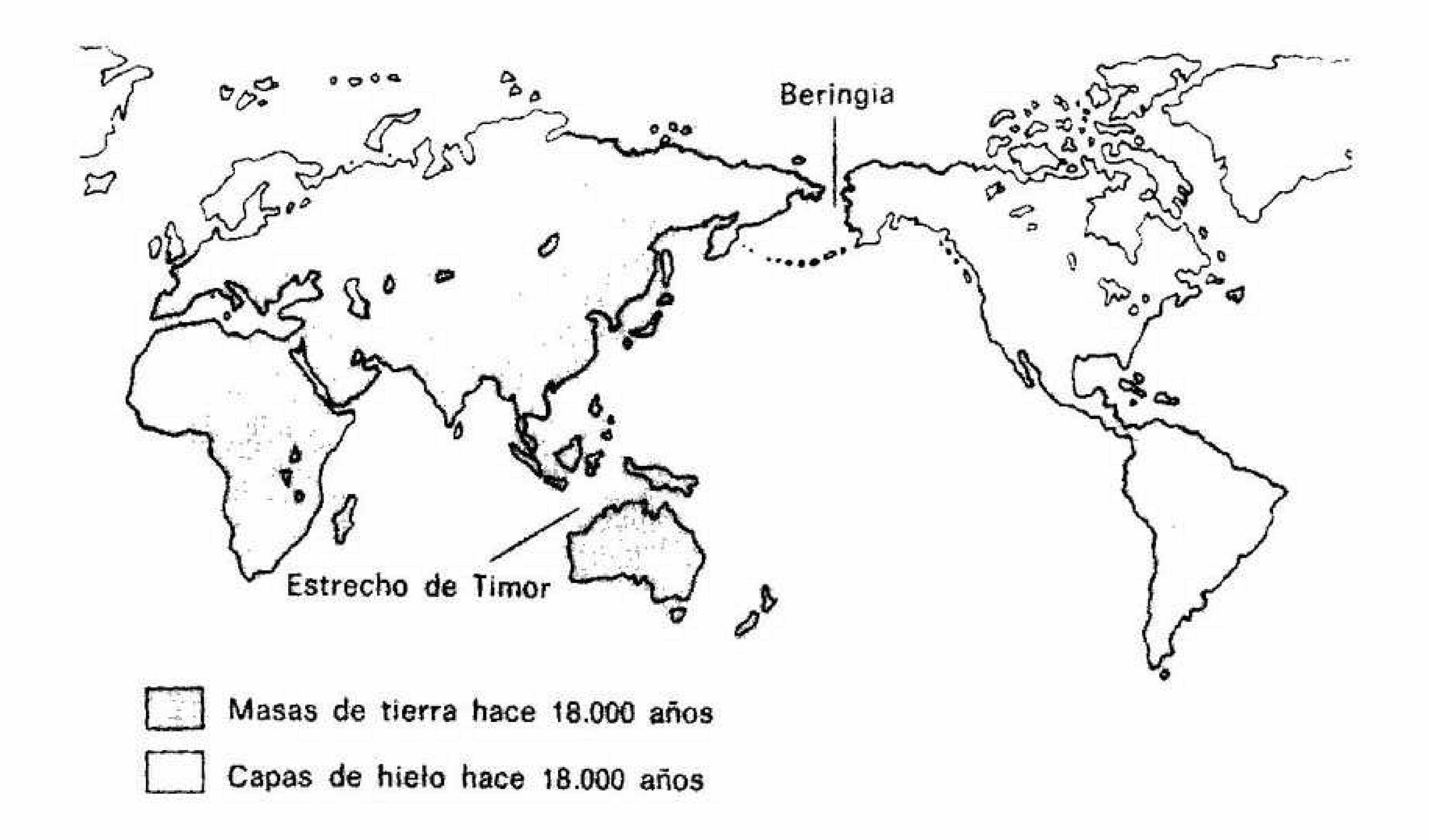
arqueológicas. Pero mientras que habría acuerdo en el origen, Asia, y en la ruta seguida —a través del estrecho de Bering, que separa Alaska y Siberia— la fecha permanece bajo disputa. Una escuela de pensamiento le atribuyen una antigüedad cercana a los 12.000 años. No existe ninguna duda de que hace 11.500 años las Américas ya estaban pobladas, tal como lo atestiguan los extensos restos arqueológicos de las culturas Clovis, primero, y Folsom, después. Pero, ¿fueron los Clovis los primeros americanos? No, de acuerdo con una segunda escuela que sostiene una antigüedad de entre 20.000 y 30.000 años.

Cuando quiera que hubieran llegado, los primeros americanos encontraron una tierra muy distinta a la que nosotros conocemos hoy en día. Entre hace 75.000 y 10.000 años la Tierra se encontraba bajo la pulsante égida de la Edad de Hielo, situándose sus dos mayores zarpazos helados hace 65.000 y 18.000 años. En aquella época por lo menos parte de América del Norte se encontraba cubierta por el hielo. El casquete helado de la Lauréntida, con un grosor en determinados lugares de 3 kilómetros, enterraba buena parte del Canadá y del norte de los Estados Unidos desde la costa Atlántica hasta justo el este de las montañas Rocosas, mientras que el casquete helado Cordillera corría paralelo a la costa del Pacífico desde el estado de Washington hacia Alaska sumergiéndolo todo bajo el hielo excepto las más elevadas cumbres de las Rocosas y de las montañas del oeste del Canadá.

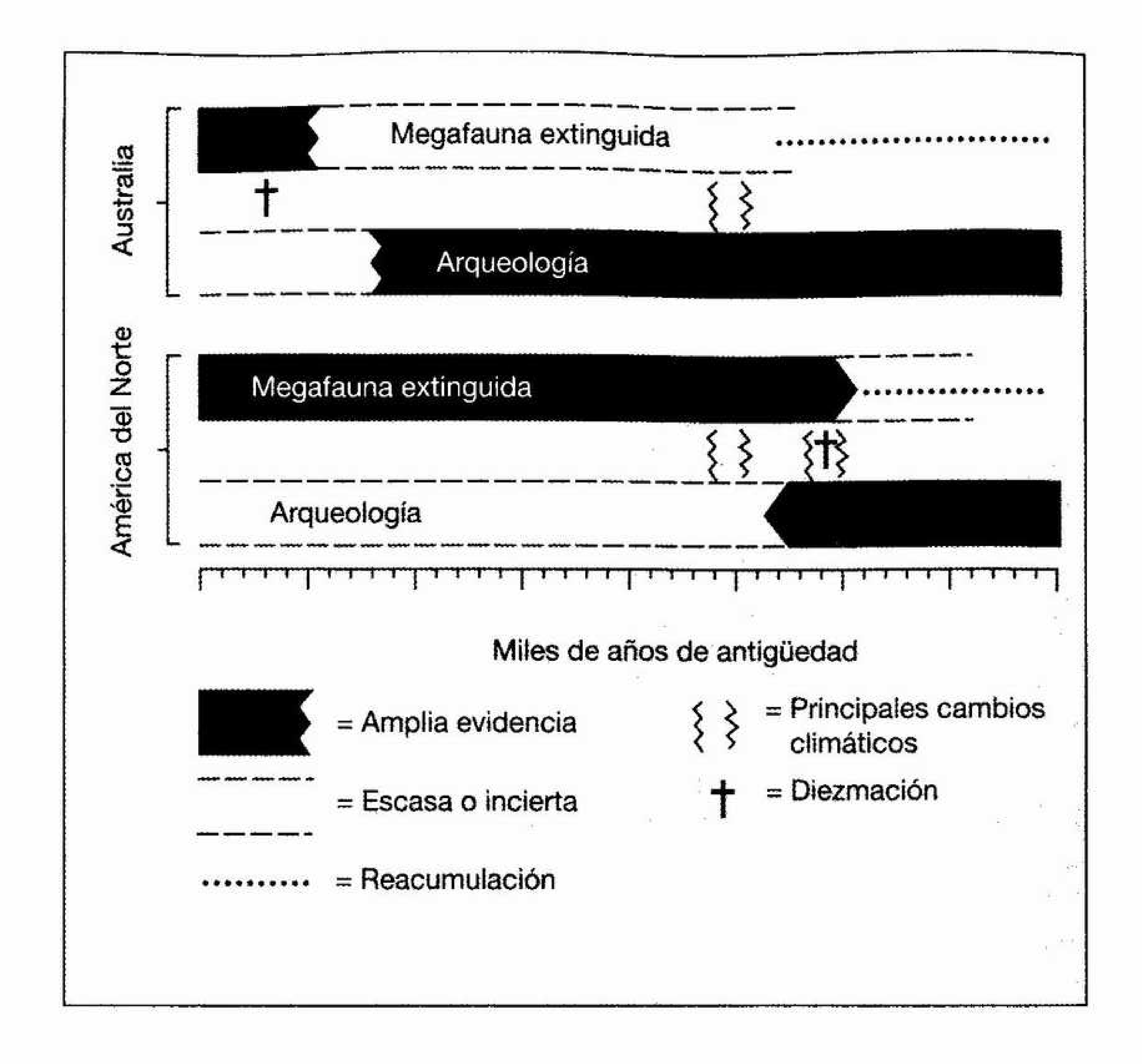
Durante por lo menos el máximo glacial un corredor libre de hielo parece haber unido el sur de Norteamérica con las regiones libres de hielo de Alaska y el Yukón canadiense y los territorios del noroeste, proporcionando una ruta migratoria potencial para las gentes procedentes de Siberia. Aquellas gentes podrían haber hecho el salto intercontinental sin dejar de andar sobre tierra firme ya que la franja terrestre de Beringia, que une Siberia y Alaska, estuvo emergida durante mucho tiempo como consecuencia del descenso del nivel del mar —calculado en unos 100 metros durante el máximo glacial— al estar el agua retenida en los aumentados casquetes de hielo polares.

En principio, pues, los colonizadores procedentes de Eurasia pudieron haber llegado a las Américas en una fecha comprendida entre los 75.000 y los 12.000 años atrás. Algunos autores sostienen, sin embargo, que aunque el corredor libre de hielo pudo no haber representado una barrera física en la ruta de los emigrantes pudo haber sido tan inhóspito que fuera en definitiva biológicamente estéril. En otras palabras, el corredor libre de hielo pudo haber sido en todo caso una barrera invisible. El intervalo de tiempo para la posible migración puede probablemente estrecharse un poco ya que, de acuerdo con las evidencias arqueológicas disponibles hasta el momento, Siberia permaneció deshabitada hasta hace por lo menos entre 30.000 y 20.000 años.

Las Américas de la Edad de Hielo fueron muy diferentes al mundo de hoy. Rebosaban de grandes especies de mamíferos, entre los cuales mamuts, mastodontes, desdentados terrestres gigan-



Las rutas de emigración a Australia y América. Hace 18.000 años la última glaciación estaba en su apogeo (75.000-10.000 años antes del presente). La crecida cubierta glacial (áreas blancas) hizo descender el nivel de los mares y puso al descubierto la somera plataforma continental (áreas sombreadas en las líneas de costa actuales). Aunque la glaciación no fue tan intensa como la de hace 40.000 años, el estrecho de Timor era considerablemente angosto, lo que facilitó la emigración a Australia (y después a Tasmania). Hace entre 20.000 y 30.000 años la limitada glaciación también podría haber dejado un pasillo desprovisto de hielo, que uniría América del Norte y Siberia.



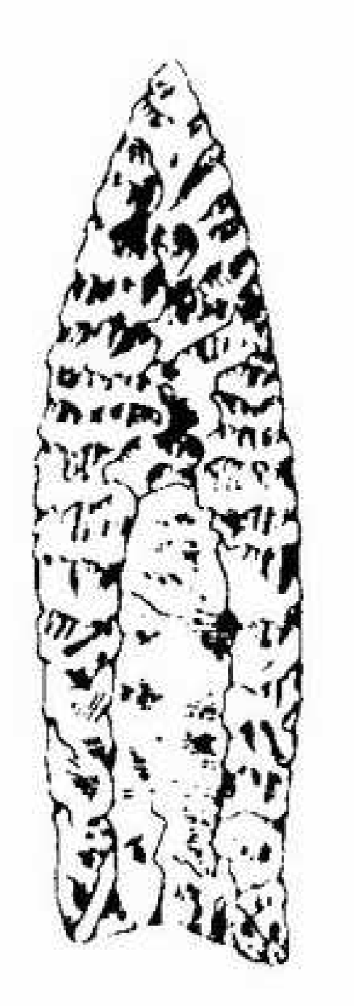
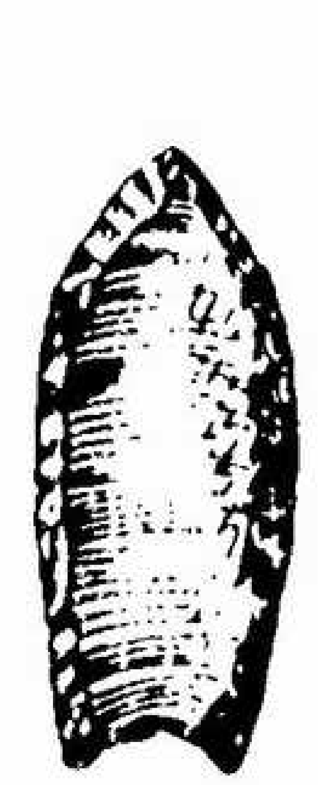
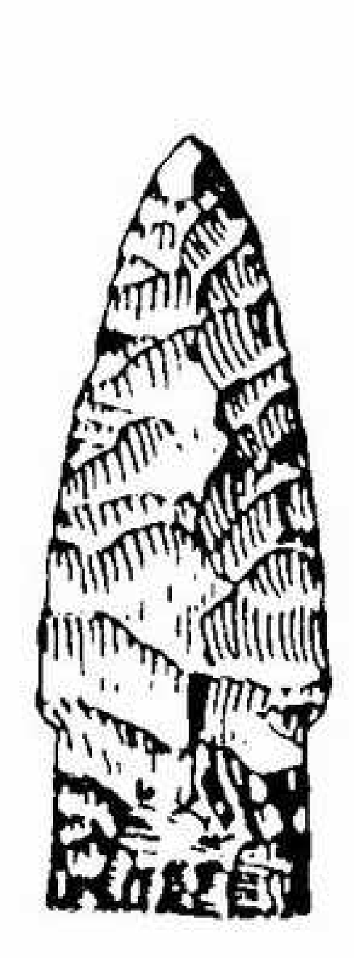
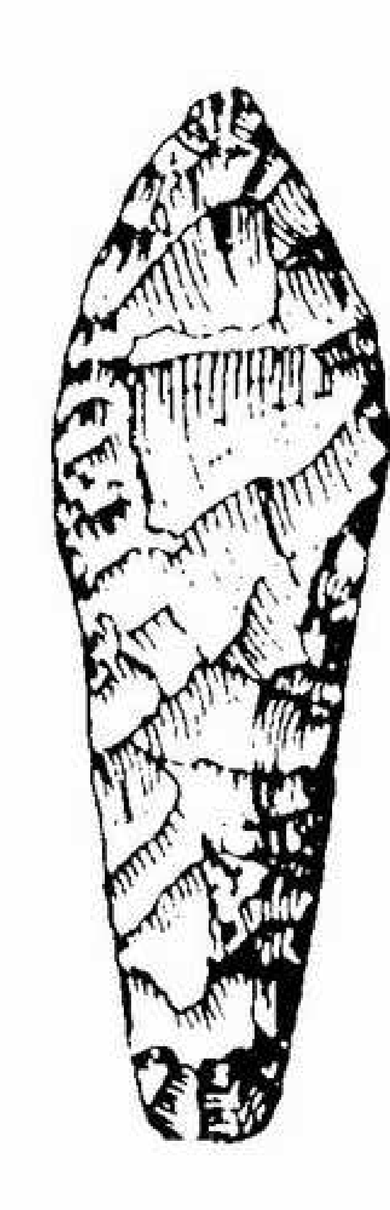
Indicaciones de diezmación. Tanto en las Américas como en Australia el advenimiento de la ocupación humana (indicada por la arqueología) muestra una estrecha coincidencia con un declive de las grandes especies animales (megafauna). Algunos estudiosos piensan que la extinción de la megafauna fue el resultado de una acción diezmadora (blitzkrieg). (Por cortesía de P. Martin.)

tes, bisontes de las estepas, alces, yaks, leones, hasta un total de 75 especies, muchas de las cuales eran emigrantes procedentes de Eurasia. Inmensos lagos de agua dulce colmaban el Great Basin, mientras que las grandes selvas ecuatoriales de América Central y América del Sur sobrevivían en «refugios» abrigados, habiendo sido en gran parte sustituidas por formaciones abiertas boscosas y de pradera.

El pueblo Clovis, autor de una característica punta de proyectil «aflautada» —un invento americano— vivió en una estrecha

ventana arqueológica entre 11.500 y 11.000 años atrás. Fue sustituido por el pueblo Folsom que producían unas puntas de proyectil más pequeñas y trabajadas con mayor esmero. Pero los mundos de los Clovis y de los Folsom eran lugares muy diferentes. Los Clovis cazaban mamuts y mastodontes, pero en la época de los Folsom ya no quedaban. Con ellos se fueron también la gran mayoría de grandes mamíferos, extinguiéndose eventualmente 75 especies o quedando restringidas a América del Sur.

Uno de los mayores debates acerca del poblamiento de las Américas es el que se refiere a esta rápida extinción. Algunas autoridades, siendo Paul Martin de la Universidad de Arizona la más prominente entre ellas, sostiene que los animales fueron aniquilados por una ola de cazadores Clovis y Folsom, avanzando de norte a sur durante un milenio, mientras que otros con Ernest Lundelius de la Universidad de Texas a la cabeza, consideran culpable el brusco cambio climático que tuvo lugar al final de la Edad de Hielo.

Las culturas Clovis y siguientes. Aunque los restos esqueléticos son escasos, el pueblo Clovis dejó su huella —la punta Clovis (en el extremo izquierdo)— ampliamente repartida por Norteamérica. La punta Clovis, que medía ordinariamente 7 centímetros de longitud iba aparentemente insertada en la punta hendida de una flecha y atada con cuero. Las culturas que siguieron en estrecha sucesión después de Clovis fueron, respectivamente, Folsom, Scottsbluff y Hell Gap (ilustraciones segunda, tercera y cuarta, de izquierda a derecha.)

Escala de tiempo en años de radiocarbono aP.

Alaska: Walker Road, Moose Creek, Owl Ridge, Dry Ceek

Yacimientos Clovis: Agate Basin pre-Folsom, Mil iron, U.P. Mammoth, Colby, Dent, Clovis, Lange/Ferguson, Domebo, Lehner, Murray Spring

Yacimientos Folsom: Lindenmeier, Hell Gap, Agate Basin, Clovis, Folsom, Hanson, Bonfire

10,000

11,000

12,000

Los tiempos de los Clovis. Los yacimientos Clovis se hallan esparcidos por la mayor parte de América del Norte (especialmente en los Estados Unidos, puesto que la mayor parte del Canadá se encontraba en aquella época cubierto por los hielos). Tal como muestra el presente diagrama la antigüedad de los yacimientos se sitúa dentro de una estrecha franja entre los 11.500 y algo menos de 11.000 años de antigüedad. Los yacimientos Folsom les siguen poco después, pero confinados aún a América del Norte.

Se sabe que la invasión de nuevas tierras por parte del hombre ha supuesto importantes extinciones en la historia reciente. También los cambios climáticos pueden conducir a la extinción, en particular cuando el cambio es tan fuerte como el que supuso la transición Pleistoceno/Holoceno. De manera que, siendo plausibles ambas explicaciones, ninguna de las dos puede ser aceptada como

la que explique sin lugar a dudas la desaparición americana de los mamíferos de la edad de Hielo. (Debe notarse, sin embargo, que sólo de siete de tales especies disponemos de buenas evidencias fósiles, indicadoras de que su extinción tuvo lugar durante la «ventana» Clovis, de manera que es posible, pues, que para algunas de las demás la extinción se produjera durante los tiempos pre-Clovis.)

Tal como ha señalado Donald Grayson de la Universidad de Washington, la imagen de los Clovis como cazadores de mamuts puede haber sido sobrevalorada como consecuencia del carácter sesgado del registro fósil. «Muchos yacimientos Clovis han sido descubiertos después de haberse producido un descubrimiento inicial de grandes huesos», dice dicho autor. «De manera que si los Clovis del oeste consumían la mayor parte de su tiempo cazando ratones y recogiendo bayas, probablemente no lo sabríamos». En cualquier caso ninguno de los descubrimientos de materiales Clovis al este del Misisipi presenta asociación alguna con señales de caza de grandes animales.

Sin embargo, la pregunta más complicada es: ¿Quién precedió, si es que los hubo, a los Clovis en América? Richard Morlan, del Canadian Museum of Civilitation de Ottawa ha estudiado 50 o más yacimientos «al sur del hielo», con edades putativas superiores a los 11.500 años concluyendo que «todos los yacimientos más primitivos son controvertidos en algún grado».

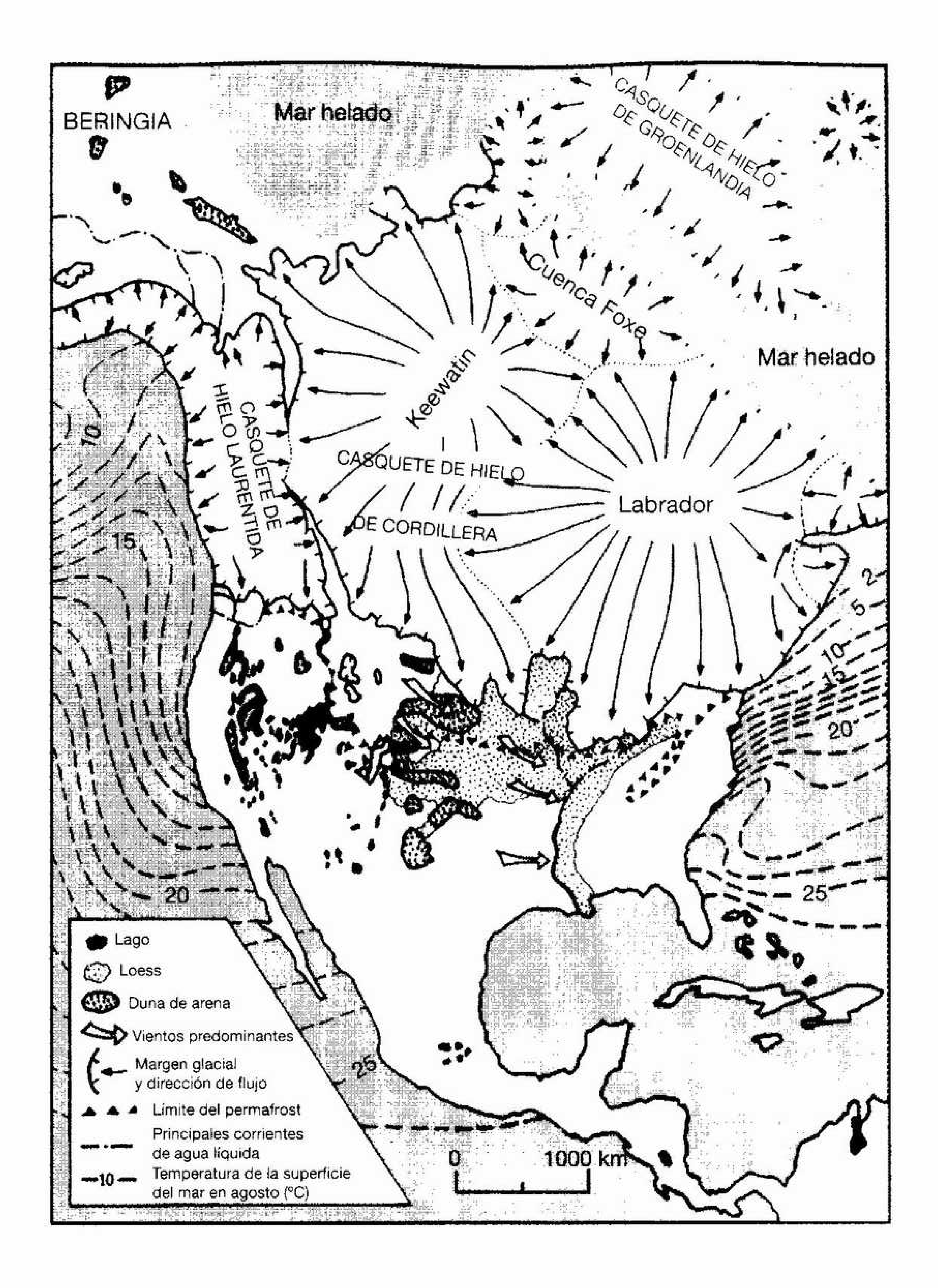
En primer lugar debe advertirse que algunos de los más famosos yacimientos «antiguos» han perdido recientemente su autoridad como presuntos indicadores de actividades predatorias de los Clovis. Calico Hills, en California, que según sus defensores contendría herramientas de piedra de entre 100.000 y 200.000 años de antigüedad ya no es tomado en serio por la mayor parte de los estudiosos mientras que Del Mar Man, una colección de calaveras datada anteriormente con 70.000 años de antigüedad ha sido datada recientemente con sólo 8.000 años de antigüedad y el famoso descarnador óseo de Old Crow, en los territorios del Yukón, encontrado en 1966 y datado entonces con 27.000 años ha sido redatado, en 1987, con sólo 1.400 años de antigüedad. Sin embargo Morlan piensa que otro yacimiento del Yukón, Bluefish Caves, puede encontrarse cercano a los 25.000 años.

Los pretendientes pre-Clovis serios al sur del hielo se encuentran en su mayoría en América del Sur. Son la Cueva de Los Toldos en la Patagonia Argentina, datada con 12.600 años, el yacimiento de Tagua-Tagua en Chile central, datado con 11.380 y, también en el Chile central, el yacimiento de Monte Verde, datado con 13.000 años, así como Taima-Taima al noroeste de Venezuela, datado también con 13.000 años. Se ha dicho asimismo que existen pruebas de la presencia humana hace entre 28.000 y 38.000 años en Nuevo México, pero muchos autores se muestran escépticos al respecto. La evidencia de la antigüedad del yacimiento de Monte Verde se ha visto en particular recientemente reforzada. El yacimiento más importante en América del Norte y probablemente el más serio pretendiente pre-Clovis de todas las Américas es el abrigo rocoso de Meadowcroft, cerca de Pittsburgh, un lugar que parece haber sido ocupado repetidamente desde hace 19.600 años.

Los escépticos con respecto a los 19.600 años de antigüedad atribuidos a Meadowcroft apuntan la posibilidad de una contaminación de los materiales del yacimiento con carbono procedente de los depósitos de carbón cercanos, que podría haber distorsionado la datación por radiocarbono utilizada en dicho yacimiento. James Adovasio, de la Universidad de Pittsburgh, el principal investigador del yacimiento, se defiende diciendo que las dataciones más antiguas son las de los depósitos del fondo, disminuyendo a medida que suben hasta los más superficiales, siendo éstos los que presentan una datación más reciente; justo lo que debería esperarse en el caso de que no hubiera habido contaminación. La cuestión sigue, no obstante, sin estar resuelta.

Pero, pregunta Vance Haynes, de la Universidad de Arizona, ¿si Meadowcrof es un auténtico yacimiento pre-Clovis, por qué son tan escasos los potenciales yacimientos pre-Clovis de este período? y ¿por qué tardó tanto tiempo en expandirse la población? Y, de la misma manera, ¿si hace 30.000 o 40.000 ya había gente en América del Sur, dónde están las evidencias de su presencia en América del Norte, por dónde debieron haber pasado?

Cuando Colón llegó a América, 1.000 lenguas diferentes eran habladas por las tribus indias nativas. El lingüista Joseph Greenberg, de la Universidad de Stanford ha analizado las 600 que sobreviven y trazado sus relaciones pasadas hasta tres troncos úni-



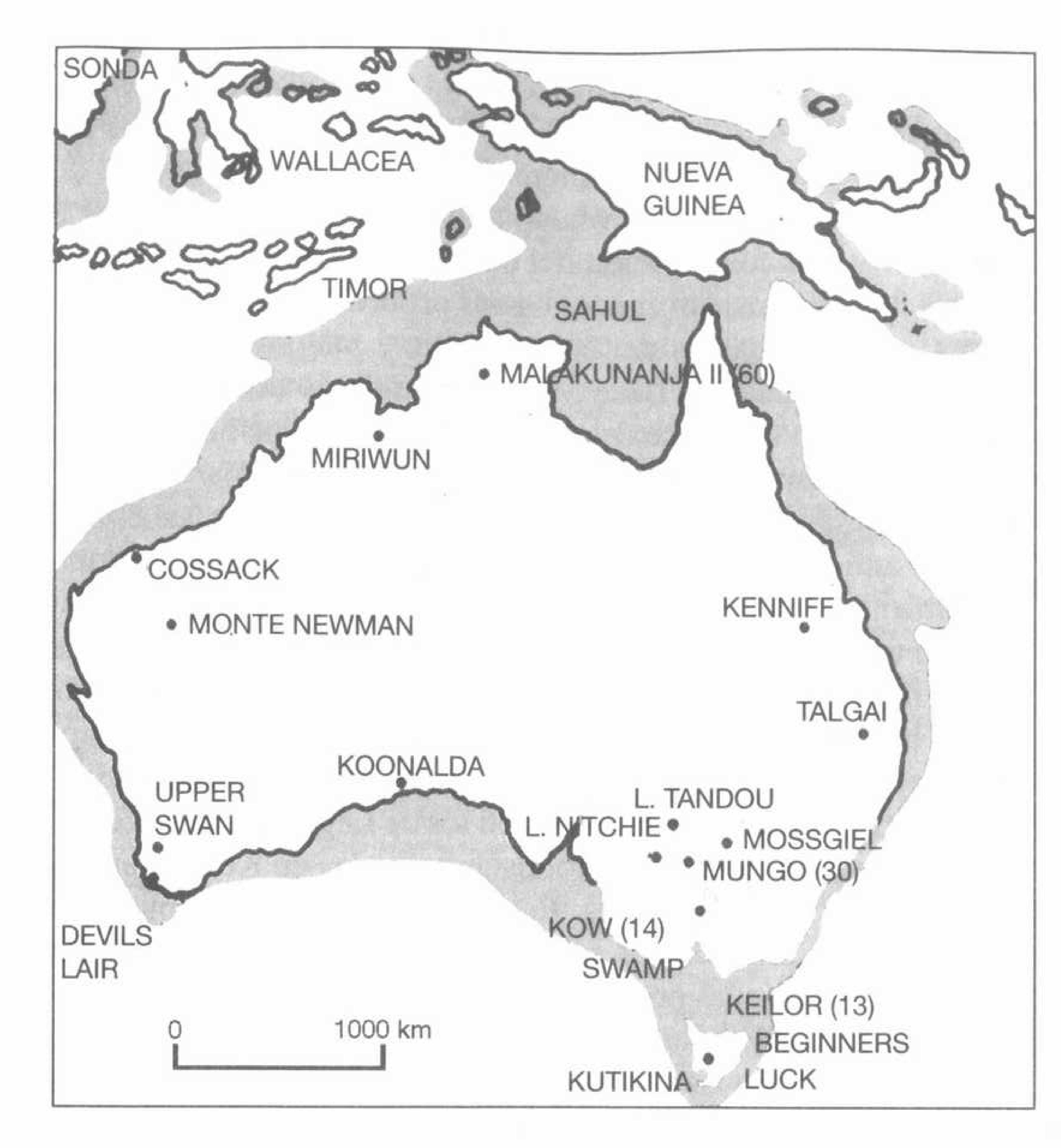
Bajo las garras del hielo. En el culmen de la última glaciación, hace unos 18.000 años, la mayor parte de América del Norte estaba cubierta por gruesos casquetes helados: el casquete Cordillera hacia el oeste y el casquete de Lauréntida en el centro y el este. Es una cuestión discutida la existencia durante este período de un corredor libre de hielo o, si por el contrario, éste se encontraba temporalmente cerrado. (Por cortesía de Stephen C. Porter.)

cos: el Amerindio, el más difundido y diversificado, el NaDene, menos difundido y menos diversificado que el Amerindio pero más que el tercer gupo o Aleut-Eskimo. Es posible, dice Greenberg, que estos tres grupos lingüísticos representen tres migraciones distintas, siendo el grupo Amerindio el de los primeros colonizadores.

Diversos laboratorios de biología molecular trabajan en el análisis del ADN mitocondrial sin que por el momento hayan alcanzado un acuerdo acerca de si la población actual desciende de un pequeño grupo fundacional o de una población de tamaño mayor. En la población moderna han sido identificados diversos linajes de ADN mitocondrial, todos ellos de origen asiático. El grado de diversidad genética entre los linajes, que ha sido estimado de formas divergentes, indicaría una antigüedad de hasta 60.000 años. Aunque es posible que el hombre estuviera presente en América ya desde aquella época, es más probable que los diferentes linajes de ADN mitocondrial divergieran en las poblaciones asiáticas, y estuvieran representados entre la población que más adelante colonizaría América, en una época que no ha sido determinada. Douglas Wallace, de la Emory University, sostiene que las pruebas procedentes del ADN mitocondrial apoyarían la hipótesis de Greenberg relativa a las tres olas migratorias.

En contraste con sus primos americanos, los primeros australianos debieron realizar una travesía acuática para llegar a su Nuevo Mundo. Incluso con el nivel del mar en su nivel mínimo durante el máximo glacial, el periplo desde las tierras de Sonda (las masas continentales del sudeste asiático y buena parte de Indonesia) hacia las de Sahul (Australia, Tasmania y Nueva Guinea) debió de haber requerido de ocho travesías marítimas, la última de las cuales de 87 kilómetros. De momento no hay en los yacimientos australianos evidencias de las embarcaciones que pudieron haber realizado dicha travesía, aunque debe tenerse en cuenta que la mayoría de las localidades costeras durante la Edad de Hielo se encuentran ahora bajo el nivel del mar.

Los homínidos se encontraban en Asia desde hace casi un millón de años, pero las primeras evidencias —un yacimiento arqueológico de la costa nororiental de Nueva Guinea— de la ocupación del extremo Sahul del continente australiano tienen sólo



Evidencias australianas. Se muestran en la ilustración los principales yacimientos arqueológicos y fósiles (así como su antigüedad —en miles de años— cuando ésta es conocida). Nuevas evidencias procedentes del yacimiento de Malakunanja II indican una ocupación tan temprana como 60.000 años atrás. Las zonas sombreadas representan las zonas de plataforma continental emergidas durante el apogeo de la glaciación.

40.000 años de antigüedad. En la propia Australia la mayor parte de las evidencias arqueológicas y fósiles proceden del oeste y del sur, lejos de los supuestos lugares de recalada, en el norte. Hasta hace poco el yacimiento arqueológico más antiguo se encontraba en el Lake Mungo, en Nueva Gales del Sur, datado, como mucho,

con 45.000 años de antigüedad. En 1990, sin embargo, un equipo de investigadores australianos dio cuenta de la datación por termoluminiscencia de entre 45.000 y 61.000 años para algunos artefactos procedentes del yacimiento de Arnhem Land, al norte de Australia. Estos resultados venían a retrasar por lo menos 10.000 años la fecha de colonización del continente.

Los fósiles humanos más antiguos proceden de los Willandra Lakes, en las cercanías del lago Mungo, y pueden tener 30.000 años de antigüedad. En Lake Mungo han sido descubiertos varios esqueletos, uno de los cuales parece haber sido incinerado, otro enterrado de espaldas, con las manos recogidas y cubierto de polvo de ocre rojo. Con una datación asimismo cercana a los 30.000 años de antigüedad estos restos dan cuenta de un complejo comportamiento ritual. Además el abundante arte rupestre australiano, con una antigüedad mínima de 20.000 años y probablemente doble, ilustra aún más la profundidad de lo ritual y lo simbólico.

Se ha dicho a menudo que los fósiles humanos australianos —cráneos principalmente— pertenecen a dos categorías: individuos anatómicamente gráciles, como los de Lago Mungo y Keilor, en Victoria sur y gentes más robustas como las de Kow Swamp y Cohuna, también en Victoria. Esta supuesta división apoyaría la noción de dos migraciones separadas, habiéndose dicho que los colonizadores gráciles procedían de China y los robustos de Indonesia. El entrecruzamiento habría borrado las diferencias existentes en las generaciones posteriores dando lugar a la gran variabilidad anatómica existente entre los aborígenes modernos.

De hecho esta división de los fósiles más antiguos en gráciles y robustos es algo artificial, señala Philip Habgood, de la Universidad de Sydney. Dicho autor, así como un creciente número de estudiosos australianos, sugiere que los primeros colonizadores fueron más homogéneos anatómicamente siendo la variable morfología de los aborígenes modernos el resultado de «un proceso genético (y cultural) que habría actuado sobre pequeñas poblaciones fundadoras», lo que se conoce con el término de hipótesis de la homogeneidad.

Tal como hemos indicado en el capítulo XXV, algunos estudiosos, como Milford Wolpoff de la Universidad de Michigan, y Alan Thorne de la Universidad Nacional Australiana de Camberra, argumentan en favor de una continuidad local de largas raíces para los humanos modernos. En este caso los antecesores de los australianos podrían haberse originado a partir de poblaciones del centro de Java de 200.000 años de antigüedad, a las que pertenecen los fósiles de *sapiens* arcaicos de Ngandong. En favor de esta argumentación se suele citar el cráneo de Wilandra Lakes, el más robusto de todos los especímenes australianos, y que de acuerdo con algunos autores, comparte numerosos rasgos con los homínidos de Ngandong. Sin embargo, las evidencias procedentes del ADN mitocondrial (capítulo XXVI) indican un origen africano más reciente para los aborígenes australianos. La misma evidencia implica, incidentalmente, que el continente insular fue colonizado no una sino por lo menos 15 veces.

XXXII. LOS PRIMEROS ALDEANOS

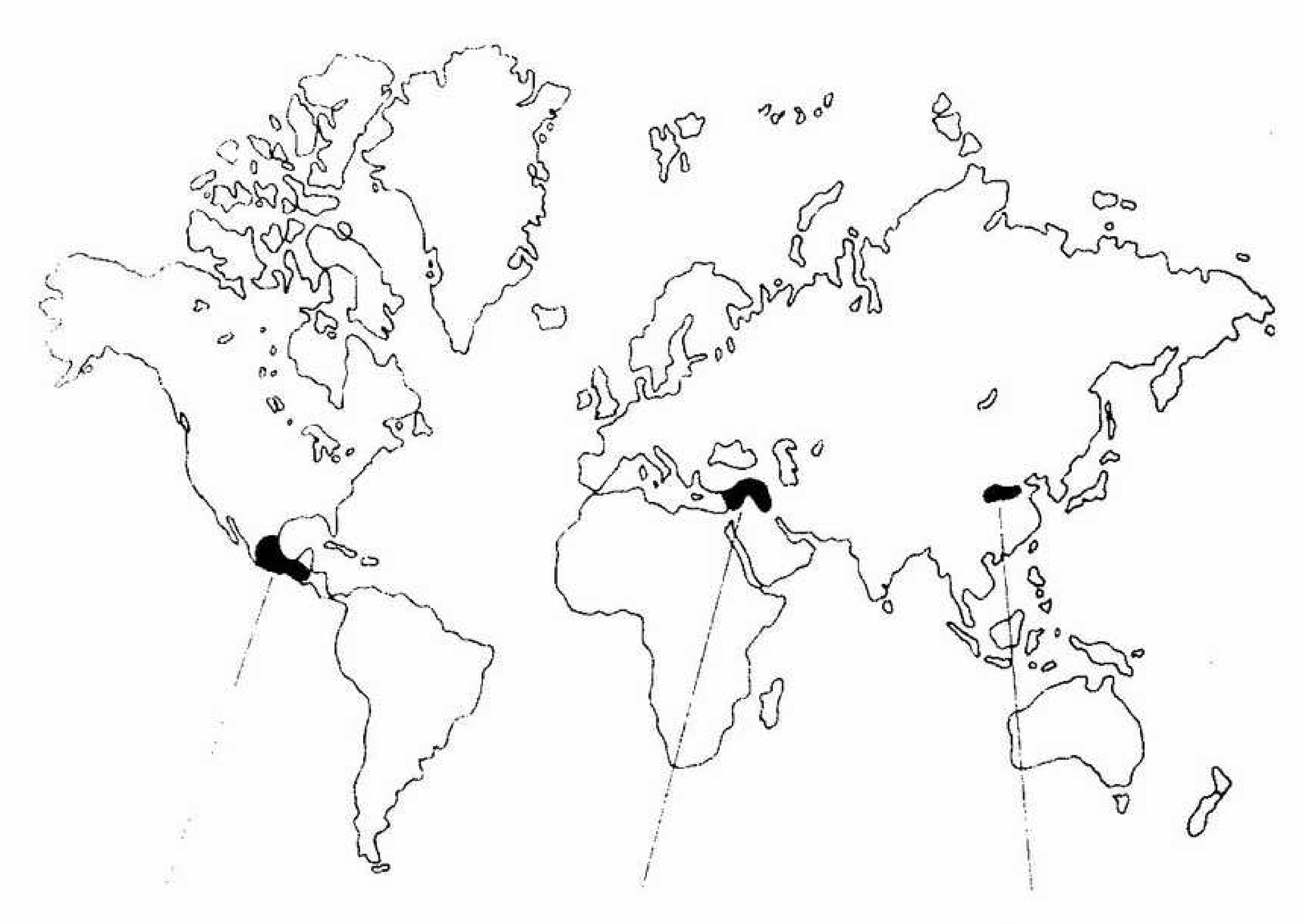
Se suele dar la fecha de 12.000 años antes de Cristo (aC) como la del inicio de la denominada Revolución Agrícola (o Neolítica). Antes de dicha época las poblaciones humanas subsistían a base de distintas formas de caza y recolección. Sin embargo, a partir del 12.000 aC se produjo un cambio hacia la domesticación de plantas y animales que tuvo lugar independientemente en diversas partes del mundo, empezando por el Creciente Fértil en Oriente Próximo, para extenderse al sur de Asia y posteriormente hacia otros diversos lugares del Viejo Mundo. La adopción de la agricultura se produjo de una forma extremadamente rápida en comparación con la escala de tiempo prevaleciente en la prehistoria humana y estuvo acompañada por un aumento considerable de la población que pasó de los cerca de 10 millones de comienzos del Neolítico a 100 millones unos 4.000 años más tarde.

Los tremendos cambios que tuvieron lugar durante el período neolítico pueden ser considerados como un preludio de la emergencia de las ciudades y las ciudades-estado y, por supuesto, del posterior aumento de la población, hasta los 6.000 millones actuales.

Hasta hace relativamente poco, la Revolución Agrícola era considerada como una transición que aun admitiendo que hubiera sido importante se suponía lineal. En respuesta a algún tipo de estímulos, los cazadores-recolectores, que se asumía vivían en pequeñas bandas nómadas de unos 25 individuos, emprendieron la domesticación de plantas y animales como una forma de intensificar la producción de alimentos. Como consecuencia de ello, seguía la argumentación, las gentes empezaron a vivir en comunidades asentadas, grandes, cuya complejidad social y política excedió con

veces la conseguida en cualquier otro momento anterior de su historia. En otras palabras, el sedentarismo y la complejidad social eran explicadas como *consecuencias* de la adopción de la agricultura. Y la transición del neolítico fue caracterizada como un cambio desde lo simple a lo complejo.

A la luz de las nuevas evidencias arqueológicas y etnográficas y de la reconsideración de algunas evidencias preexistentes, la transición neolítica es, sin embargo, vista de forma bastante distinta. Lo más importante es que ahora resulta claro que en muchos casos las poblaciones establecieron comunidades sedentarias y elaboraron complejos sistemas sociales *antes* del advenimiento de



Mesoamérica:
maíz, calabaza, judías,
algodón, melón.
Llama, conejillo de Indias
(hace 5.000 años)

«Creciente Fértil»:
trigo, cebada, trigo duro,
lenteja, guisante.
Cabra, oveja, vaca
(hace 5.000 años)

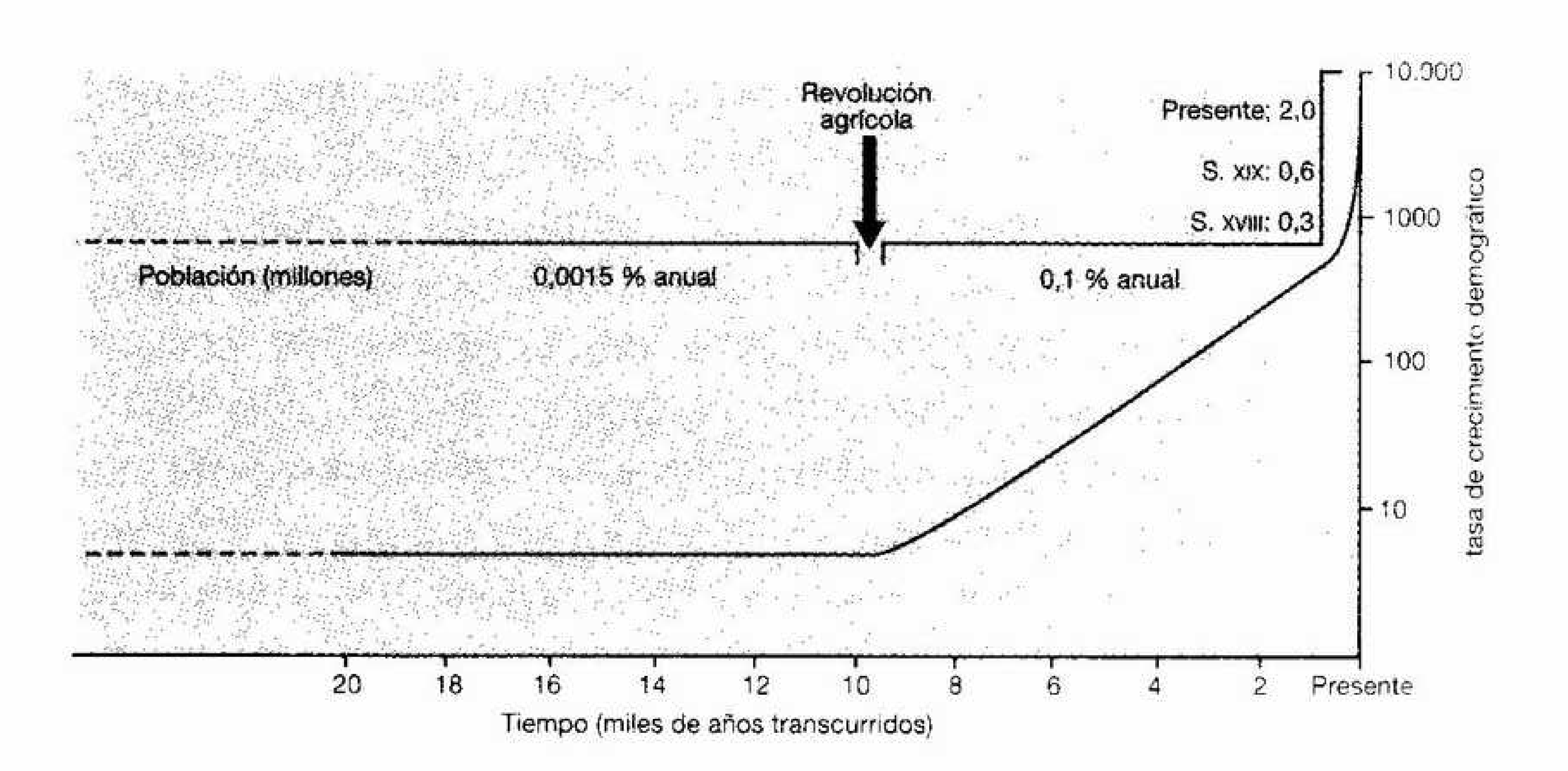
China:
arroz, mijo, soja,
ñame, taro.
Cerdos.
(hace 7.000 años)

Los principales centros de innovación agrícola. La domesticación de plantas y animales tuvo lugar aparentemente de forma independiente en épocas distintas y en muy diferentes partes del mundo. Aquí se presentan, sin embargo, tres principales centros de origen, cuya influencia se extendió geográficamente y que eventualmente dominaron innovaciones locales.

la agricultura. Los cazadores-recolectores del Pleistoceno Tardío, se acepta ahora, no tenían un estilo de vida nómada necesariamente simple tal como los antropólogos habían imaginado. Aunque prosigue el debate acerca de la naturaleza del motor de la transición neolítica, no es poco razonable considerar, en ciertos sentidos, la agricultura como una consecuencia, no la causa, de la complejidad social.

La caracterización tradicional de la transición neolítica como una Revolución Agrícola descansaba sobre dos tipos de evidencias: las arqueológicas y las etnográficas y mientras que las primeras parecían indicar un cambio explosivo de la organización económica, las segundas revelaban el paso de una organización social simple a otra compleja.

La expresión Revolución Agrícola fue acuñada en los años cincuenta por el prehistoriador australiano V. Gordon Childe, pareciendo un término adecuado por numerosas razones, la menor de las cuales no era la limitada cantidad de datos arqueológicos relativos a este crucial período de la historia de la humanidad. Los pocos yacimientos principales, como la primitiva comunidad agrícola y comercial de Jericó, con su torre y muralla impresionantes



Evolución demográfica desde el Neolítico: No hay duda de que el inicio del sustancial incremento de la población coincidió con el origen de la domesticación de plantas y animales, iniciando una explosión que continúa todavía. Pero sigue siendo incierto si tal crecimiento demográfico fue la causa o una consecuencia de la domesticación.

no eran sino puntas sobresalientes pero dispersas en un vacío arqueológico. Por dicho motivo, los restos de Catal Huyuk, que fue ocupado por gentes agricultoras entre 8.500 aC y 7.800 aC fueron descritos como una supernova arqueológica. Excavada durante los años sesenta esta villa turca de cerca de 30 acres está ornada con una elaborada arquitectura y presenta bonitas pinturas y gravados simbólicos que decoran las paredes.

Durante la última década y media, sin embargo, ulteriores excavaciones llevadas a cabo en el Creciente Fértil han permitido descubrir los restos de villas y poblados que permiten establecer de modo claro que colectivamente la adopción de la agricultura fue un proceso mucho más gradual de lo que se había pensado. Entre tales lugares cabe citar 'Ain Ghazal, en Jordania, Gritille en Turquía y Abu Hureyra en el norte de Siria. Concretamente, ahora podemos comprobar la existencia de una transición desde comunidades asentadas basadas enteramente en la caza y la recolección, hasta una agricultura plenamente conseguida pero pasando por una economía mixta de caza y recolección combinada con algo de domesticación. Vista a la luz más potente de un registro arqueológico más completo la transición del Neolítico puede ser ahora considerada como un proceso paso a paso de introducción de la domesticación y no como una revolución de un día para otro.

Uno de los yacimientos que proporcionan más información es el de Abu Hureyra que fue ocupado entre 11.500 aC y 7.000 aC con un paréntesis principal entre el 10.100 aC y el 9.600 aC. Excavaciones de emergencia llevadas a cabo en 1974 mostraron que el primer período de asentamiento, Abu Hureyra I, fue una comunidad de cazadores-recolectores, integrada por entre 50 y 300 individuos, que explotaban la rica flora estépica (entre la cual numerosos cereales silvestres) y la migradora anual gacela persa. Poblado más bien anual constituido por precarias casas unifamiliares, Abu Hureyra I complica el punto de vista tradicional acerca de la existencia de los cazadores-recolectores en forma de pequeñas bandas nómadas.

Quizá debido a la sobreexplotación de los recursos locales o a la agudización de un clima desfavorable, Abu Hureyra I fue abandonado en el año 10.100 aC, para ser reocupado cerca de medio milenio después, esta vez por gentes que incluían la domesticación de plantas —no animales— en su economía. Durante un milenio la gente de Abu Hureyra continuó cazando gacelas como fuente única de carne y después de este período se dedicó a la domesticación de ovejas y cabras. Por tanto, el modelo global es el de «la introducción paso a paso de plantas y animales domésticos», explica Andrew Moore de la Universidad de Yale que dirigió la excavación de 1974. «Se trata —dice este autor— del mismo modelo que he encontrado a lo largo del sudoeste asiático.»

En realidad no debería sorprendernos que los cazadores-recolectores del Pleistoceno Tardío llevaran vidas sociales complejas a la luz de algunas indicaciones pasadas del registro arqueológico. La más notable de dichas evidencias es la que nos proporciona el arte de la Edad de Hielo (véase el capítulo XXX). «Si uno busca una muestra arqueológica única que refleje la complejidad sociocultural presumiblemente centrará su atención en las manifestaciones únicas e impresionantes del arte rupestre del Paleolítico Superior de la región franco-cantábrica», señala Paul Mellars de la Universidad de Cambridge, en Inglaterra. Este período de arte rupestre y portátil empezó hace unos 30.000 años, alcanzó su clímax hace unos 15.000 y acabó hace 10.000 años con el fin de la Edad de Hielo.

Una más tangible evidencia de la complejidad social y económica del Pleistoceno Tardío procede de la llanura central rusa y más concretamente de un yacimiento próximo a la villa de Mezhirich, 1.100 kilómetros al sudeste de Moscú. Hace 5.000 años un asentamiento integrado por unas 50 personas habitaba un «pueblo» de por lo menos cinco auténticas casas, construidas cada una de ellas con huesos de mamut. «Estamos empezando a encontrar evidencias de habitaciones semipermanentes en la llanura central rusa que se extienden hasta casi 30.000 años atrás», señala Olga Soffer, de la Universidad de Wisconsin.

Con esta y otras evidencias lo que quizá debería sorprendernos es que hasta hace relativamente poco tiempo los humanos del Pleistoceno Tardío hayan sido considerados de forma casi universal como simples nómadas, vagando interminablemente de un lugar a otro en grupos de no más de 25 individuos. Una razón que explica dicha caracterización fue el muy importante e influyente estudio, llevado a cabo durante los sesenta, de los Kung San (Bos-

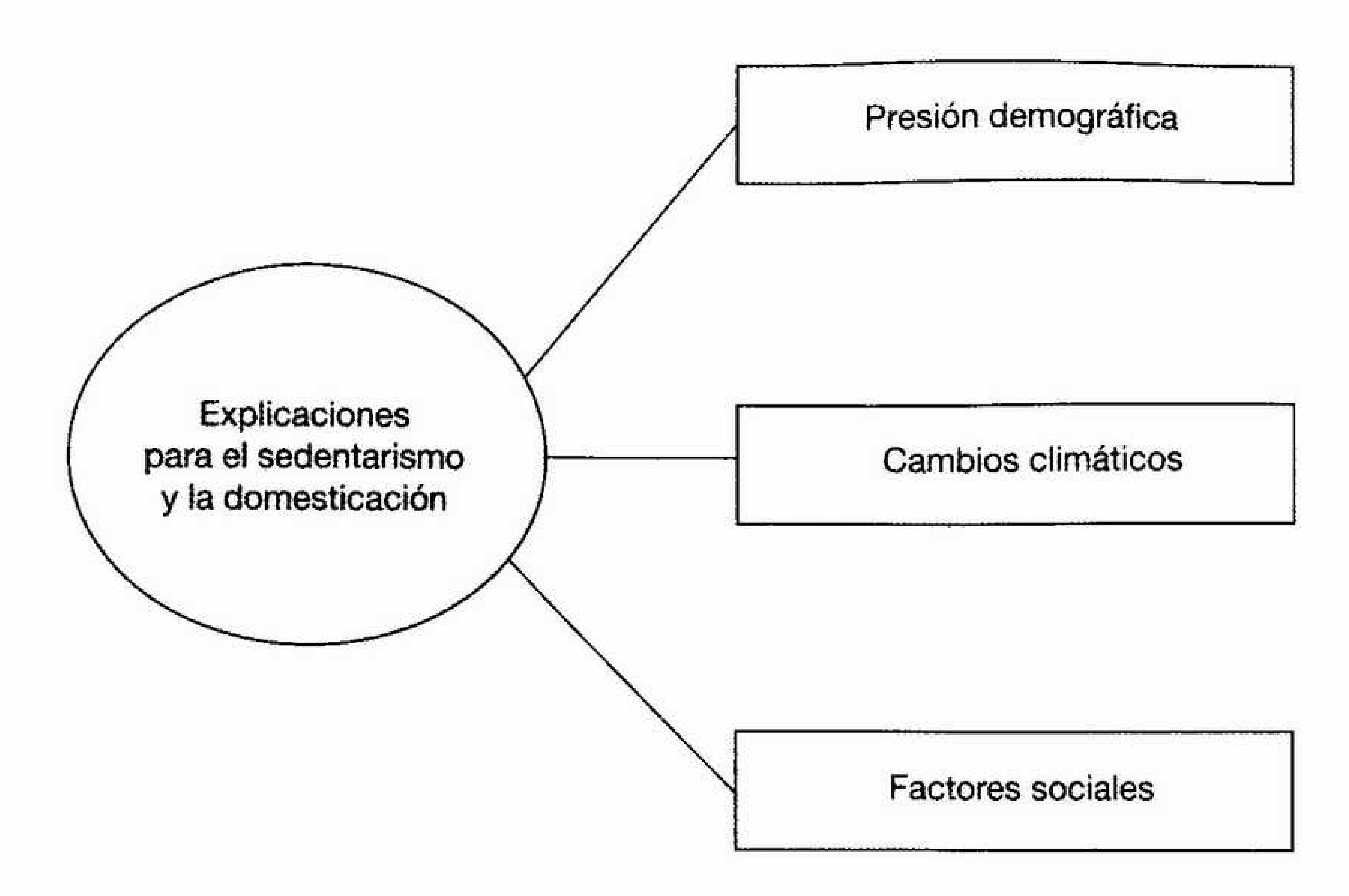
quimanos) del Kalahari. Organizado por los antropólogos de la Universidad de Harvard. Ricjard Lee e Irven De Vore, el proyecto Kung examinó con gran detalle la vida socioeconómica de este pueblo.

El proyecto reveló que, a pesar de vivir en un ambiente marginal, los Kung eran capaces de subsistir únicamente con la caza y la recolección, trabajando para ello sólo unas pocas horas cada día. Además, la vida social de los Kung se caracterizaba por un ambiente igualitario, armónico y de cosas compartidas. Los resultados globales del proyecto de Harvard fueron presentados en un destacado simposio, que se denominó «el Hombre, el Cazador» celebrado en Chicago en 1966. Por varias razones —entre las cuales el hecho de que ningún otro proyecto etnográfico ha sido tan cabal y científicamente conducido— la representación gráfica que de los Kung dio el proyecto de Harvard devino la imagen del tipo de vida cazador-recolector, tanto en el mundo moderno como en la prehistoria. Y ello a pesar de la existencia de evidencias arqueológicas y etnográficas en contra.

Durante más de una década, el modelo Kung de la existencia de los cazadores-recolectores dominó el pensamiento antropológico hasta que a principios de los ochenta empezaron a descubrirse gradualmente sus defectos. Este cambio de punto de vista vino motivado por nuevas evidencias históricas, arqueológicas y relativas a la ecología del comportamiento. Estas nuevas evidencias indicaban, en primer lugar, que hay una mucha mayor variabilidad en el estilo de vida cazador-recolector que la que se deduce del modelo Kung, y, segundo, que dicha variabilidad incluye un grado de complejidad social y económica que hasta entonces había sido asociada exclusivamente con las sociedades agrícolas.

«Numerosas características que previamente se habían asociado sólo con los agricultores-sedentarios, como el enterramiento ritual y las tumbas, la desigualdad social, la especialización ocupacional, el intercambio a gran distancia, la innovación tecnológica o la guerra también estaban presentes entre numerosas sociedades nómadas.» Así concluían, en 1984, los antropólogos James Brown y T. Douglas Price su clásica revisión del estilo de vida cazador-recolector.

En otras palabras, se reconocía que la Revolución Agrícola ni



Hipótesis acerca del origen de la agricultura. La presión demográfica y los cambios climáticos han sido considerados durante largo tiempo como los más atractivos candidatos para el inicio del sedentarismo y la domesticación. En los últimos tiempos se ha dirigido la atención hacia factores relativos a la complejidad social interna.

fue una revolución ni se centró primariamente en la adopción de la agricultura. La transición del Neolítico incluyó un aumento del sedentarismo y de la complejidad social que de ordinario fueron seguidos por la adopción gradual de la domesticación de plantas y animales. En algunos casos, sin embargo, la domesticación de los vegetales precedió al sedentarismo, en particular en el Nuevo Mundo. Por ejemplo, Kent Flannery de la Universidad de Michigan ha puesto de relieve que la primera domesticación de un vegetal en el Nuevo Mundo, la de la falsa calabaza que tuvo lugar aproximadamente en el 9000 aC en las mesetas del sur de México, precedió al sedentarismo en por lo menos 1.000 años. Claramente, el Neolítico fue un período complejo que debió experimentar sustanciales influencias tanto de los factores locales como globales.

Tan importante por lo menos como conocer la trayectoria de la transición neolítica es, por supuesto, entender sus causas subyacentes. Debido a que la transición tuvo lugar a lo largo de unos

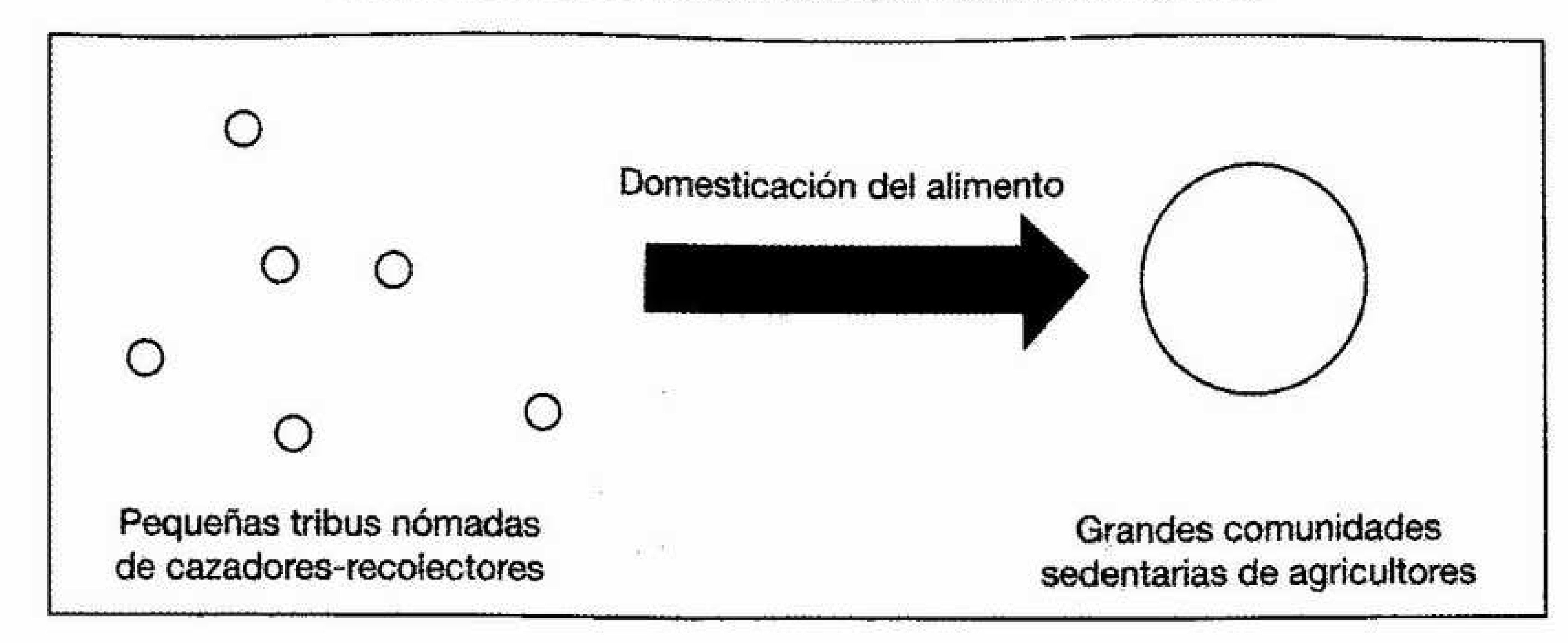
pocos milenios y de forma independiente en varios lugares del mundo, durante largo tiempo se ha aspirado a encontrar una causa global. Dos factores han sido candidatos a este primer y único motor: la presión poblacional y el cambio climático.

No hay ninguna duda de que un fuerte aumento del tamaño de las poblaciones acompañó la transición neolítica, pero sigue cuestionándose si dicha relación debe considerarse más bien una causa o un efecto. Mark Cohen, de la State University de Nueva York, en Plattsburgh, es el principal proponente de la hipótesis de la presión poblacional y sostiene que ésta fue su causa, aduciendo para ello que las señales de stress nutricional en los restos esqueléticos del Paleolítico Tardío apoyan dicho punto de vista. Sin embargo, muchos antropólogos sostienen que existen muchos ejemplos de adopción del sedentarismo y de la agricultura en aparente ausencia de tamaños de población elevados, como por ejemplo en las mesetas del sur de México. Para estos investigadores, entre los cuales Flannery, la hipótesis de la presión poblacional sigue sin ser convincente.

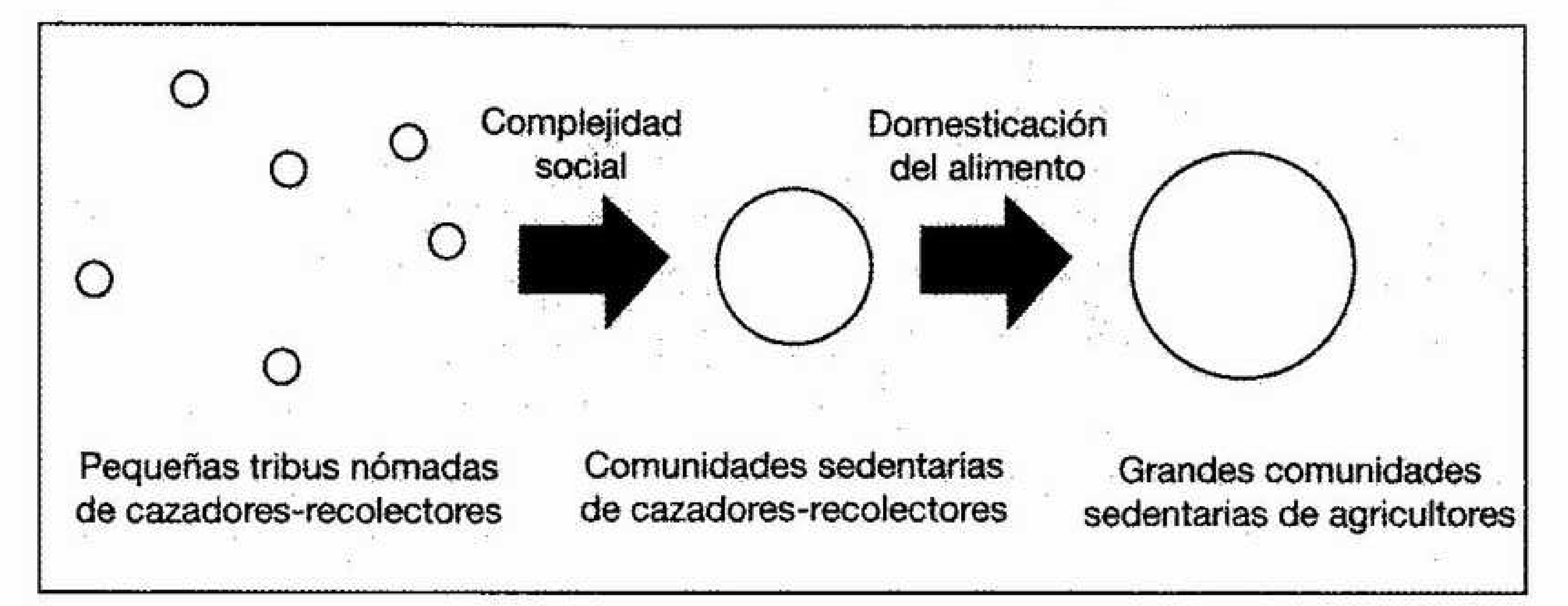
El segundo candidato principal, el cambio climático, parece persuasivo ya que la transición del Neolítico coincide con el final de las glaciaciones del Pleistoceno. El paso desde las condiciones glaciales a las interglaciales supuso una extensa reestructuración ambiental que llevó a comunidades vegetales y animales a áreas en donde antes no existían. Por ejemplo, parece haber pocas dudas de que los climas más cálidos y húmedos que imperaron en el Este hace 12.000 años estimularon un abundante crecimiento de los cereales silvestres de la estepa, de manera que los inicialmente nómadas pudieron recolectarlos en grandes cantidades y posteriormente domesticarlos. Moore considera que esto tuvo su importancia para los primeros asentamientos de Abu Hureyra y otros lugares similares.

Sin embargo, las evidencias están lejos de demostrar que el cambio floral dirigido por el clima estuviera universalmente acompañado por el sedentarismo. Además debieron existir otros períodos anteriores al final del Pleistoceno que podrían haber conducido a una intensificación de la producción de alimentos. Los modernos *Homo sapiens* se originaron hace más de 100.000 años, ¿por qué entonces tardaron casi 90.000 años en adoptar esta

Punto de vista tradicional sobre la revolución agrícola



Punto de vista actual sobre la revolución agrícola



Un origen más complejo. Desde un punto de vista tradicional, el sedentarismo y la domesticación se desarrollaron conjuntamente: un salto desde pequeños tribus nómadas de cazadores-recolectores hasta grandes comunidades sedentarias de agricultores. Recientemente los estudiosos han empezado a admitir que el proceso probablemente contó con varios pasos, en los que sedentarismo y domesticación aparecen separados. Entre las pequeñas tribus nómadas y las comunidades de agricultores debieron de existir, por tanto, comunidades sedentarias con una actividad de subsistencia cazadora-recolectora.

intensificación de la producción de alimentos? Quizá se trató de una combinación de presión poblacional y cambio climático. O quizá de algo completamente distinto.

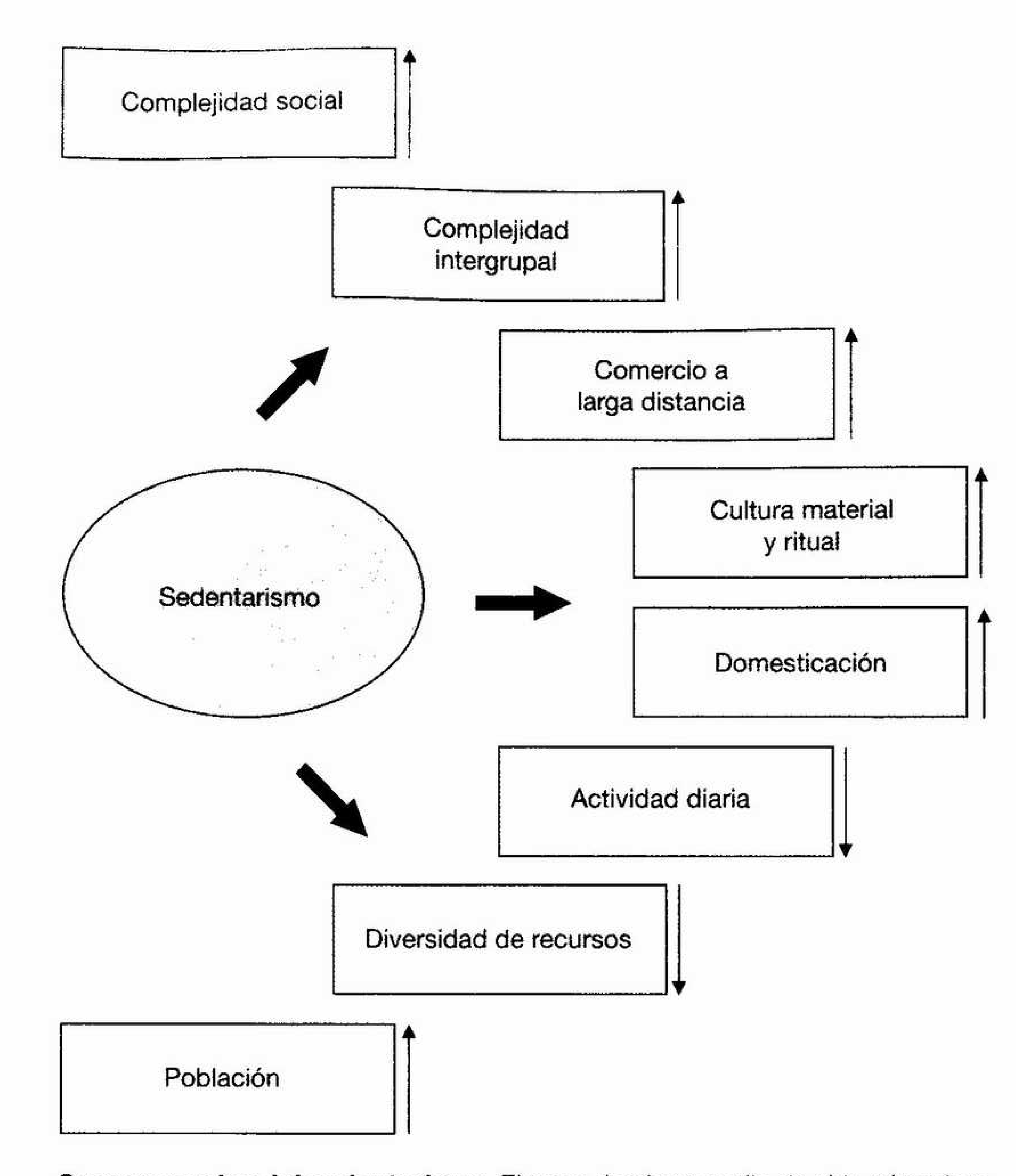
Para algunos autores este «algo» es la complejidad social. Mientras la presión poblacional y el cambio climático son, en ambos casos, factores «externos», representando el primero un problema a resolver, y el segundo una oportunidad a explotar, la complejidad social pudo ser un acicate «interno» para dicho cambio.

Partiendo de algunas ideas previas de Robert Braidwood, la antropóloga de la Universidad de Londres, Barbara Bender, sostiene que la complejidad social es un prerrequisito para —no un producto de— un sistema agrícola sedentario. El incremento de la complejidad social y el orden social y económico estratificado que lleva pareja demanda una producción de alimentos que no puede ser satisfecha por un pequeña sociedad nómada de cazadores recolectores, según dicen Bender y sus correligionarios. La respuesta a esta presión interna consiste en intensificar y formalizar la producción de alimento: en otras palabras, la sociedad agraria. Bender no sostiene que dicho factor interno sea la única causa, sino simplemente que «la tecnología y la demografía han sido sobrevaloradas en cuanto a la explicación de los orígenes de la agricultura, mientras que se ha infravalorado la estructura social».

Aunque este enfoque social está ganando popularidad entre los antropólogos, resulta muy difícil evaluar su mérito. Igual que una caja negra, sabes que es importante, pero no sabes como trabaja. ¿Por qué, por ejemplo, después del origen de los humanos anatómicamente modernos tardó la complejidad social 90.000 años en manifestarse? Una posibilidad por supuesto es que algún cambio evolutivo brusco del intelecto pudo haber tenido lugar en un momento de la historia humana reciente, un cambio sin manifestación física alguna.

De hecho, hay cambios biológicos entre los humanos modernos del final del Pleistoceno y del Holoceno, pero son corporales. Los humanos post-pleistocénicos no sólo son más pequeños que sus antecesores más inmediatos sino que la diferencia de tamaños entre machos y hembras —dimorfismo sexual— está significativamente reducida. Tal como Robert Foley, de la Universidad de Cambridge, Inglaterra, ha señalado recientemente: «Esto puede tener sus implicaciones sobre nuestra manera de considerar la transición neolítica».

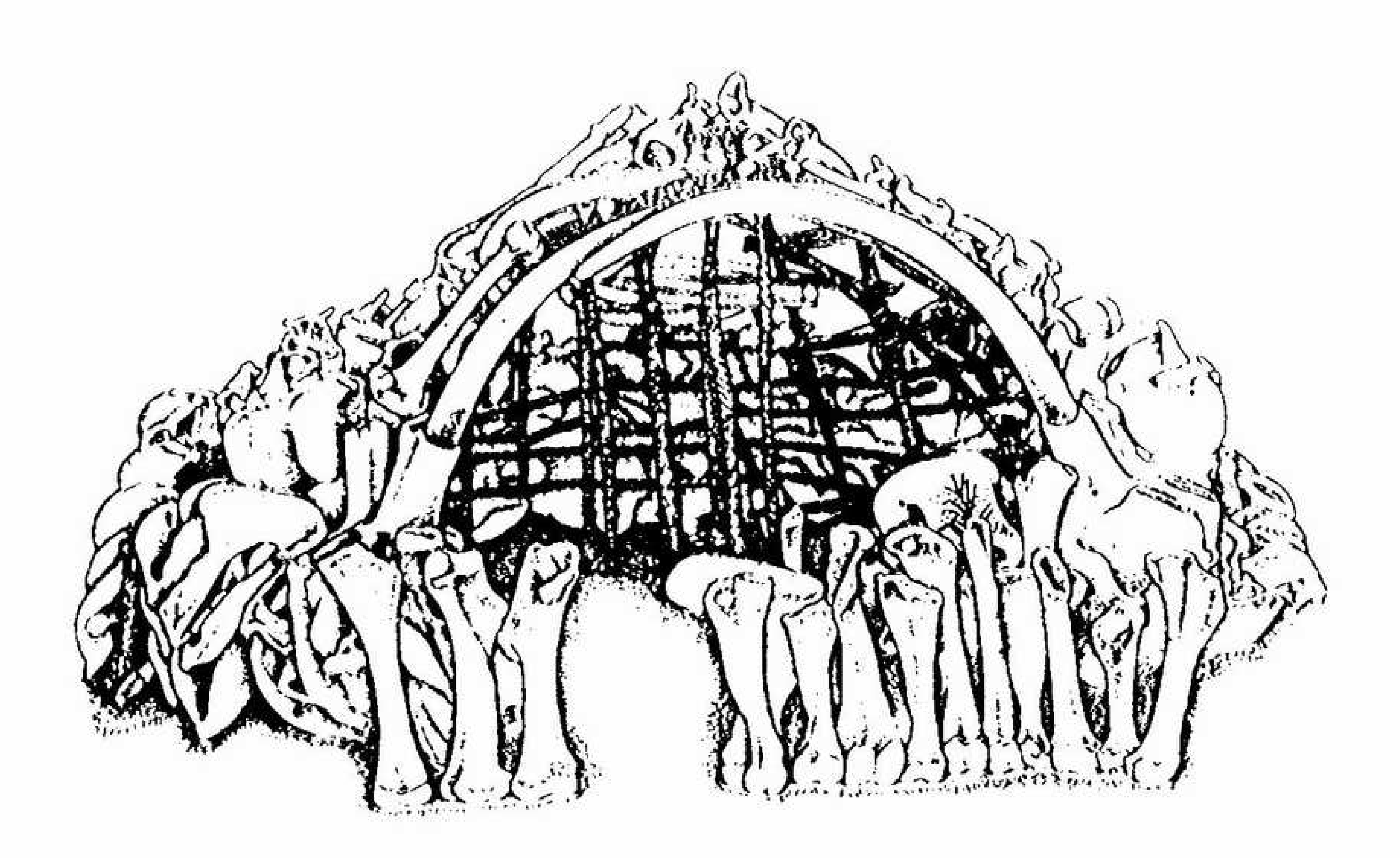
Inevitablemente, el concepto que de los cazadores-recolectores tienen los antropólogos está influido por lo que sabemos acerca de los nómadas actuales. Estas pueblos, que están desapareciendo con rapidez y que viven en las regiones más marginales del globo, incluyen generalmente en su dieta un importante componente vegetal (con notables excepciones, por supuesto) y viven en

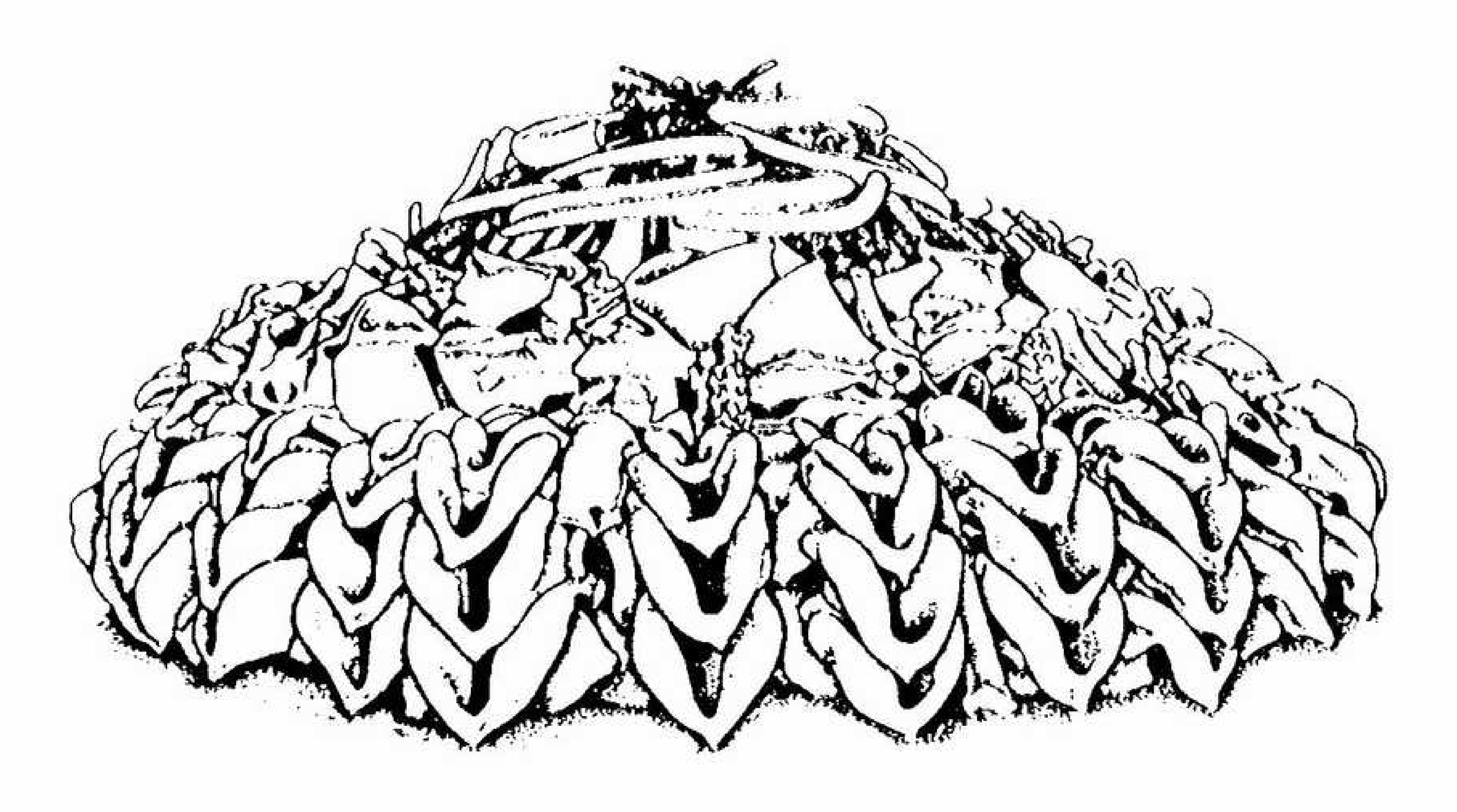


Consecuencias del sedentarismo. El paso desde un estilo de vida nómada a otro sedentario implica necesariamente una serie potencial de cambios sociales y materiales. Aunque dichos cambios se han asociado a menudo exclusivamente a las sociedades agrícolas resulta evidente ahora que el sedentarismo *per se* da lugar por lo menos a parte de este estilo.

comunidades igualitarias. Por ello, la transición del Neolítico es usualmente vista como un cambio desde este tipo de economía de subsistencia a la domesticación.

Sin embargo, el mayor tamaño corporal de las gentes del Pleistoceno Tardío, y su mayor dimorfismo sexual por lo que respecta al tamaño corporal podría implicar un contexto socioeconómico





Vivienda de huesos de mamut. Esta vivienda, que medía cinco metros de diámetro, es una de las cinco que han sido excavadas en Mehrich, en la República de Ucrania . Construidas a base de una gran atención técnica y estética estas viviendas de 15.000 años de antigüedad formaban parte de una comunidad que seguramente tenia una complejidad social mayor que la que normalmente atribuimos a los pueblos cazadores-recolectores preagrícolas. (Por cortesía de M. I. Gladkih, N. L. Kornietz y O. Soffer/ *Scientific American*, noviembre de 1984, todos los derechos reservados.)

distinto, en el que pudo haber habido más competencia entre machos para el acceso a las hembras (véase el capítulo XII) y los machos pudieron haber desarrollado una caza y acopio de piezas mayores para alimentar sus parejas y descendencia. «En este contexto, lo que nosotros consideramos un cazador-recolector moderno es un fenómeno esencialmente post-pleistocénico», señala Foley. «Más que una adaptación ancestral a la producción de alimentos se trata de un desarrollo paralelo... El sistema cazador-recolector y el sistema agrícola se desarrollaron como una respuesta al agotamiento de los recursos que tuvo lugar al final del Pleistoceno surgidas en el diferente contexto socioecológico de los humanos anatómicamente modernos del Pleistoceno Tardío.»

Claramente, el panorama de la transición del Neolítico que tienen los antropólogos está lejos de ser completo. Hay que decir, sin embargo, que la búsqueda de un primer motor único es mucho menos popular de lo que fue. «Ningún factor único es responsable del aumento de la complejidad cultural», concluyen Brown y Price. «Una complejidad mayor aparece en demasiados lugares distintos e históricamente desconectados entre sí como para ser el resultado de un único factor... Por el momento puede ser simplemente suficiente darse cuenta de que las cosas no son como habíamos creído que eran.»

GLOSARIO

Acheulense. Nombre aplicado a un tipo de industria lítica caracterizada por grandes bifacies, incluyendo hachas de mano; empezó hace unos 1.500.000 millones de años y continuó, en África y Eurasia, hasta hace unos 200.000 años.

Alelo: Forma alternativa de un gen, por ejemplo para distintos colores de ojos; todos los loci génicos presentan dos alelos cuyos efectos pueden diferir o no dependiendo de si son alelos idénticos o alelos diferentes (véase Polimorfismo).

Analogía: Similaridades entre organismos basadas en una evolución convergente (por contraposición a homología).

Analogía etnográfica: Analogía entre el comportamiento de sociedades vivientes o recientes y el de sociedades prehistóricas.

Antropoide: Denominación informal para el suborden de los primates que incluye a los monos, los simios y el hombre.

Antropología: El estudio del linaje humano, incluyendo la evolución humana, la variabilidad humana, y el comportamiento humano, pasado y presente.

A partir de África (modelo): Hipótesis que sostiene que los humanos modernos se originaron primero en África desde donde migraron hacia el resto del Viejo Mundo; se basa principalmente en las evidencias fósiles (véase Eva mitocondrial y Evolución multirregional).

Arbóreo: Que vive en los árboles.

Arcada dentaria: Contorno de la hilera de dientes.

Arco zigomático: El hueso de la mejilla.

Arqueología: Estudio de las culturas humanas prehistóricas.

Artefacto: Objeto hecho por humanos.

Australopitecino: Término común aplicable a cualquier miembro del género *Australopithecus*..

Autapomorfia: Carácter derivado no compartido por otras especies.

Basicráneo: Cara inferior del cráneo.

Bioestratigrafía: Método de datación basado en los cambios evolutivos dentro de un linaje en evolución.

Bipedismo. Modo de locomoción erguida, sobre las dos extremidades posteriores como el habitual en los humanos.
Braquiación: Modo de locomoción arbórea, utilizando los miembros para colgarse y columpiarse, como los gibones.
Calavera: El cráneo menos la mandíbula.
Cambio filético: Evolución de una nueva especie mediante cambios graduales en especies existentes, sin que se produzca incremento de la diversidad específica.
Carácter derivado: Carácter adquirido por algunos miembros de un grupo evolutivo, y que sirve para unirlos en un sentido taxonómico, distinguiéndolos en consecuencia de otras especies del grupo (por contraposición a carácter primitivo).
Carácter primitivo: Carácter que ya estaba presente en el antepasado común de un grupo y que en consecuencia es compartido por todos los miembros del grupo (en contraste con carácter derivado).
Carnívoro: Animal que come carne.
Cervical: Región del cuello de la columna vertebral.
Cladismo: Escuela de biología evolutiva que busca las relaciones entre especies en base a la polaridad (primitiva o derivada) de los caracteres.
Clado: Grupo de especies que incluye el antecesor común de un grupo y todos sus descendientes.
Cladograma: Representación diagramática de las relaciones entre especies (véase Cladismo).
Cociente de encefalización: Medida del tamaño del cerebro en relación con el tamaño del cuerpo.
Correlación faunística: Datación de un yacimiento por la similaridad de su fauna fósil con otra de edad conocida.
Cráneo: La calavera completa (caja craneana, cara, paladar y mandíbula inferior) (véase Postcráneo).
Cresta sagital. Reborde saliente a lo largo de la parte superior del cráneo, que constituye un ensanchamiento de la zona de inserción de los músculos mandibulares.
Cuaternario: Segundo período del Cenozoico; engloba el Pleistoceno y el Holoceno.
Cuello de botella (población): Tiene lugar cuando el tamaño de la población cae por debajo de un determinado nivel, a partir del cual se recupera.
Cultura: La suma total del comportamiento humano, incluyendo las actividades tecnológicas, mitológicas, estéticas e institucionales.
Cúspides: Proyecciones cónicas de la superficie de las muelas.
Deriva genética: Cambios genéticos que tienen lugar en una población como consecuencia de los efectos del azar y no de la selección natural.

Diastema: Espacio entre el incisivo lateral y el canino, particularmente en la mandíbula superior.
Dimorfismo sexual: Estado en el que parte del aspecto de la anatomía de una especie difiere en forma o en tamaño entre machos y hembras.
Diurno: Que presenta actividad durante el día.
Dorsal: Perteneciente a la espalda de un animal (por contraposición a ventral).
Edad de Piedra: El primer período de la cultura humana, desde hace unos 2,5 millones de años hasta las primeras utilizaciones de los metales, hace unos 5.000 años; se divide en Edad de Piedra Antigua y Edad de Piedra Moderna.
Edad de Piedra Tardía: Período cultural que empieza hace 40.000 años y termina hace menos de 10.000 años, en el África subsahariana.
Efecto fundador: Consecuencias genéticas que se presentan en una población establecida a partir de unos pocos individuos, quizá un solo macho y una sola hembra.
Eficacia reproductiva: Medida de la representación de un individuo en la siguiente generación, que incluye el número de descendientes producidos y su supervivencia.
Especiación: Evolución de una nueva especie por fragmentación de un linaje preexistente, lo cual incrementa la diversidad específica.
Estratigrafía: Disposición secuencial o en capas de los depósitos.
Etología: Estudio del comportamiento social de especies animales en un entorno natural.
Eva mitocondrial (modelo): Hipótesis que sostiene un origen africano reciente para los humanos modernos, seguido de un desplazamiento hacia el resto del Viejo Mundo y la sustitución total de las poblaciones arcaicas preexistentes, en base a pruebas genéticas (véase Evolución multirregional y A partir de África).
Evolución en mosaico: Término aplicado al fenómeno consistente en la aparición de cambios evolutivos en las distintas partes del cuerpo con velocidades distintas.
Evolución multirregional (modelo): Hipótesis que sostiene la emergencia más o menos simultánea de los modernos humanos a partir de las diversas poblaciones establecidas en el Viejo Mundo, en base principalmente a las evidencias fósiles (véase Eva mitocondrial y A partir de África).
Faringe: Garganta, por encima de la laringe.
Fauna: Componente animal de un ecosistema.
Fémur: Hueso del muslo.
Fenotipo: Las características físicas de un organismo (véase Genotipo).

Filogenia: Historia evolutiva de un grupo de organismos próximos; árbol genealógico. .

Flora: Componente vegetal de un ecosistema.

Flujo génico: Transmisión de genes entre poblaciones por medio de entrecruzamiento.

Folívoro: Animal que come hojas.

Foramen magnum: Orificio de la base del cráneo a través del cual pasa la médula espinal.

Frugívoro: Animal que come frutos.

Genoma: Dotación total de los genes, y del ADN asociado, de una especie.

Genotipo: Constitución genética de un organismo (en contraste con fenotipo).

Geocronología: Término usado en geología, para designar los métodos de datación. .

Grácil: Pequeño, de constitución ligera (véase Robusto).

Gradualismo: Modo de evolución que implica la acumulación paulatina de pequeños cambios (en contraste con puntualismo).

Heterozigoto: Estado genético caracterizado por la presencia de dos alelos distintos en un mismo locus (véase Homozigoto).

Hoja: Lasca por lo menos dos veces más larga que ancha:.

Holoceno: Época geológica que se inicia al final del Pleistoceno, hace 10.000 años.

Homínido: Denominación informal para designar los miembros de la familia del hombre (Hominidae).

Hominoide: El hombre y los simios.

Homología: Semejanzas estructurales entre especies como consecuencia de un antepasado común.

Homoplasia: Carácter compartido por especies diversas, como consecuencia de evolución convergente.

Homozigoto: Estado genético caracterizado por la presencia de dos alelos idénticos en un mismo locus (véase Heterozigoto).

Húmero: Hueso del antebrazo.

Innominado: Cada una de los dos mitades laterales de la pelvis, resultantes de la fusión de tres huesos: ilion, isquion y pubis.

Laringe: Órgano situado en la garganta que contiene las cuerdas vocales.

Linaje: Línea evolutiva que comparte un antecesor común.

Locomoción con los nudillos: Modo de locomoción cuadrúpeda sobre los nudillos de las manos y las plantas de los pies, propio de chimpancés y gorilas.

Locus (genético): Posición que ocupa un gen en un cromosoma.

Lumbar. Parte inferior de la columna vertebral, por debajo de la cintura.

Macroevolución: Cambios significativos en el registro evolutivo, como la aparición de nuevas tendencias en un grupo, o la aparición de nuevos grupos.

Mandíbula: Quijada o mandíbula inferior.

Manuporte: Piedra de un yacimiento arqueológico que no puede haberse encontrado allí de forma natural sino que debe haber sido transportada por humanos.

Maxilar: Mandíbula superior.

Microevolución: Pequeños cambios evolutivos, a menudo en el seno de poblaciones de una misma especie.

Mitocondrias: Pequeños orgánulos responsables del metabolismo energético de la célula; contienen su propio, pequeño, genoma.

Molde interno: Impresión de la superficie interna de la caja craneana; puede ser natural o realizada experimentalmente.

Monogamia: Sistema social en el que el apareamiento reproductivo tiene lugar con una única pareja.

Morfología: La forma física de un organismo.

Muelas: Dientes laterales, que siguen a los premolares.

Musteriense. Nombre aplicado a una industria lítica europea caracterizada por lascas realizadas a partir de núcleos preparados; empezó hace 200.000 años y continuó hasta hace 40.000.

Neolítico: Nueva Edad de Piedra, asociada usualmente con los inicios de la agricultura, hace 10.000 años.

Nucleótido: Unidad básica del ADN.

Occipital: Hueso posterior del cráneo.

Olduvense: Nombre dado a una industria lítica caracterizada por lascas y raspadores producidos al golpear pequeños guijarros con un percutor; empezó hace 2,5 millones de años y continuó en algunas regiones de África y de Asia hasta hace 20.000, donde es más propiamente conocida como agregados de raspadores.

Omnívoro: Se dice de aquellas especies que incluyen una diversidad de tipos alimenticios en su dieta.

Orden: Categoría clasificatoria; subdivisión de la clase.

Paleoantropología: Estudio multidisciplinario de la evolución humana.

Paleolítico: Edad de Piedra Antigua, que empieza con las primeras apariciones de herramientas de piedra, hace 2,5 millones de años y termina con los orígenes de la agricultura, hace 10.000 años (véase Paleolítico Inferior, Paleolítico Medio y Paleolítico Superior).

Paleolítico Inferior: Período de la cultura humana que se inicia con las primeras apariciones de herramientas de piedra y termina hace 200.000

años, de ordinario referido a Europa (en su última parte) y al norte de África; equivalente, en el África subsahariana, a la Edad de la Piedra Anterior.

Paleolítico Medio. Período cultural que empieza hace 200.000 años y termina hace 40.000 años en el norte de África y en Europa; en el África subsahariana equivale a la Edad de Piedra Media.

Paleolítico Superior: Período cultural que empieza hace alrededor de 40.000 años y termina hace 10.000 años, en referencia al norte de África y a Europa; el período equivalente en el África subsahariana es la Edad de Piedra Tardía.

Paleomagnetismo: Método de datación basado en la inversión periódica de los polos del eje magnético terrestre.

Paleontología: Estudio de los fósiles y de la biología de los organismos extintos.

Parsimonia (técnica): Método de búsqueda de las relaciones más probables entre especies/poblaciones como forma para establecer su historia.

Peroné: Uno de los dos huesos de la pierna (véase Tibia).

Pleistoceno: Primera época del Cuaternario, que empieza hace unos 2 millones de años y termina hace 10.000 años.

Poliandria: Estructura social en la que una hembra tiene acceso reproductor a más de un macho.

Poliginia: Estructura social en la que un macho tiene acceso reproductor a más de una hembra.

Polimorfismo (genético): Variante de un gen que puede o no puede tener efecto fenotípico (véase Alelo).

Pool génico: Todos los genes de una población en un momento dado.

Postcráneo: El esqueleto entero a excepción del cráneo.

Prehistoria: Parte de la historia humana que tuvo lugar antes de la existencia de testimonios escritos.

Primates: Orden de mamíferos placentarios que incluye a los prosimios y a los antropoides.

Prognatismo: Protusión de las mandíbulas por delante de la línea de la cara superior.

Prosimio: Término común para referirse a los componentes del suborden de los primates, que incluye los lemúridos, los loris y los társidos.

Puntualismo: Modo de evolución en la que los cambios se concentran en cortos períodos (en contraste con gradualismo).

Radio: Uno de los dos huesos del brazo (véase Cúbito).

Radiometría: Método de datación basado en la desintegración de los isótopos radiactivos.

Reloj molecular (biológico): Concepto resultante de utilizar la acumulación de mutaciones en un genoma como medida del paso del tiempo.

Robusto: Grande, de constitución pesada (véase Grácil).

Selección por parentesco: Consecuencias genéticas de la conducta de un individuo que aumenta el éxito reproductivo de sus semejantes.

Sistemática: La ciencia de la clasificación, así como la taxonomía.

Sociobiología: Interpretación evolutiva del comportamiento, con particular énfasis en la selección por parentesco.

Tafonomía: Estudio de los procesos que experimentan los restos muertos de los seres vivos, que pueden incluir la lenta putrefacción y la eventual fosilización.

Taxonomía: Clasificación de los organismos de acuerdo con sus relaciones evolutivas.

Técnica levalloisiense: Técnica de construcción de herramientas, que tuvo su origen en África hace 200.000 años, mediante la cual es posible extraer lascas de tamaño y forma predeterminados del núcleo de sílex, característica de las tecnologías musterienses.

Terrestre: Que vive en el suelo.

Tibia: Uno de los dos huesos de la pierna (véase Peroné).

Toba: Capa de ceniza solidificada, procedente de una erupción volcánica.

Torácico: Región superior del cuerpo, entre el cuello y la cintura.

Ventral: Perteneciente a la zona frontal de un animal (en contraste con dorsal).



